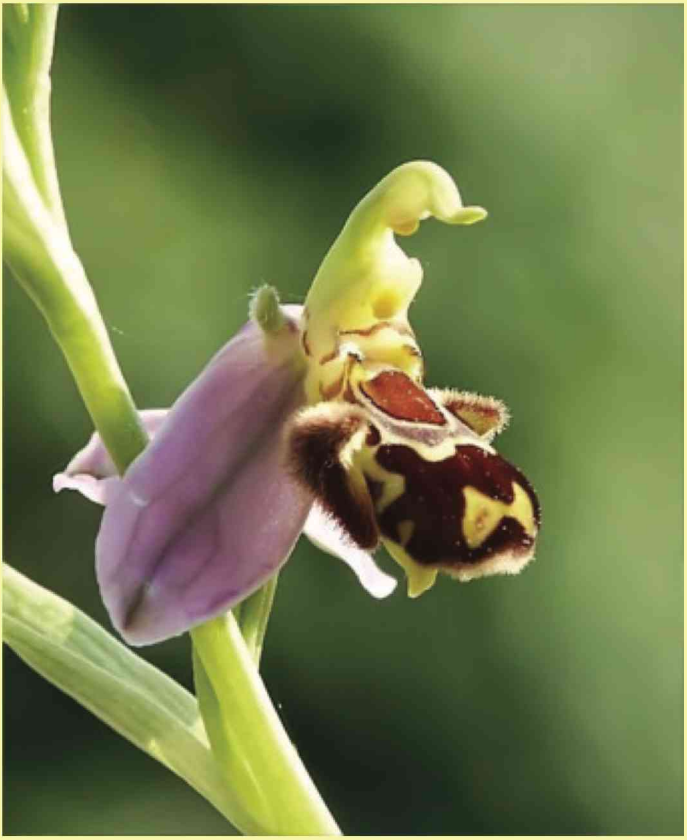


Gustavo Caponi

LA SEGUNDA AGENDA DARWINIANA

CONTRIBUCIÓN PRELIMINAR A UNA HISTORIA DEL PROGRAMA ADAPTACIONISTA

Centro de Estudios
Filosóficos, Políticos y Sociales
Vicente Lombardo Toledano

Nacido en Rosario (Argentina) en 1961, Gustavo Caponi se graduó en filosofía en la Universidad Nacional de Rosario en 1984, y fue en esa institución que comenzó su carrera en la enseñanza superior. En 1992 obtuvo el título de doctor en lógica y filosofía de la Ciencia en la Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, y desde 1993 es docente en la Universidade Federal de Santa Catarina. Actualmente es becario del Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) del Brasil. Entre septiembre de 1999 y agosto de 2000, fue investigador visitante en el equipo REHSEIS de Paris VII. En 2004 fue profesor visitante en la École de Hautes Études en Sciences Sociales de Paris y en la Universidad Nacional de Colombia (sede Bogotá). En 2007 fue también profesor visitante en la Université de Bourgogne, y en el primer semestre de 2011 fue investigador visitante en el Institut d'Histoire et de Philosophie des Sciences et des Techniques de la Sorbonne.

Además de haber publicado un centenar de trabajos (la mayor parte de ellos sobre temas de filosofía e historia de la biología) en diversas antologías y revistas especializadas latinoamericanas y europeas, Gustavo Caponi también es autor de *Georges Cuvier: un fisiólogo de museo* (UNAM, México: 2008) y *Buffon* (UAM, México: 2010).

LA SEGUNDA AGENDA DARWINIANA

CENTRO DE ESTUDIOS FILOSÓFICOS, POLÍTICOS
Y SOCIALES VICENTE LOMBARDO TOLEDANO

DIRECCIÓN GENERAL
Marcela Lombardo Otero
SECRETARÍA ACADÉMICA
Raúl Gutiérrez Lombardo
COORDINACIÓN DE INVESTIGACIÓN
Cuauhtémoc Amezcua
COORDINACIÓN DE SERVICIOS BIBLIOTECARIOS
Javier Arias Velázquez
COORDINACIÓN DE PUBLICACIONES Y DIFUSIÓN
Fernando Zambrana

Primera edición 2011
© CENTRO DE ESTUDIOS FILOSÓFICOS, POLÍTICOS
Y SOCIALES VICENTE LOMBARDO TOLEDANO

Calle V. Lombardo Toledano num. 51
Exhda. de Guadalupe Chimalistac
México, D. F., c.p. 01050
tel: 5661 46 79; fax: 5661 17 87
e-mail: lombardo@servidor.unam.mx
www.centrolombardo.edu.mx

ISBN 978-607-466-030-2

SERIE ESLABONES EN EL DESARROLLO DE LA CIENCIA

La edición y el cuidado de este libro estuvieron a cargo
de la secretaría académica y de las coordinaciones
de investigación y de publicaciones del CEFPSVLT

Portada: *Ophrys apifera*

Gustavo Caponi

LA SEGUNDA AGENDA DARWINIANA

CONTRIBUCIÓN PRELIMINAR A LA HISTORIA DEL PROGRAMA ADAPTACIONISTA

Centro de Estudios
Filosóficos, Políticos y Sociales
Vicente Lombardo Toledano

Para

Felipe Faria, Jerzy Brozozowski
e João Francisco Botelho (o Chico)

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN 1

I.
CONTRA EL MITO DEL *ADAPTACIONISMO PREDARWINIANO* 9

LA TEOLOGÍA NATURAL 10
DARWIN Y LA DEBACLE DE LA IDEA CLÁSICA DE *ECONOMÍA NATURAL* 14
BUFFON Y SU IDEA DE *DEGENERACIÓN* 18
LAMARCK: BUFFONIANO MÁS QUE *PROTODARWINIANO* 25
CUVIER: *FUNCIONALISMO* NO ES *ADAPTACIONISMO* 31
CLIMA Y ENTORNO BIOLÓGICO 39

II.
EL ADAPTACIONISMO COMO COROLARIO DE LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL 45

EL PROBLEMA DE DARWIN 46
LA *SUPERACIÓN DARWINIANA* DE UNA *DIFICULTAD CUVIERIANA* 52
UN LUGAR *POSIBLE* PARA UN NUEVO PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN 56
NARRACIONES ADAPTACIONISTAS Y DESAFÍOS *À LA PALEY* 61
EL ADAPTACIONISMO COMO DIFICULTAD 63
EL DARWINISMO SEGÚN SU *IDEAL DE ORDEN NATURAL* 66
EXPLICAR SEMEJANZAS PENSÁNDOLAS COMO DIFERENCIAS 70
LA NAVAJA DE DARWIN 76
UNA BREVE DIGRESIÓN: *LAS APOMORFIAS NO SE COMEN* 81

III.
LOS PRIMORDIOS DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA* 83

LOS PRIMEROS PASOS DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA* 84
UNA PRIMERA FORMULACIÓN
DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA*: KARL SEMPER 91
WALLACE Y LA FORMULACIÓN CANÓNICA DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA* 95
LAS CAUSAS DE LA POSTERGACIÓN DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA* 101
LOS *NATURALISTAS DE CAMPO* ANTES
Y DESPUÉS DE DARWIN 106
EL PAPEL DE EDWARD POULTON
EN LA ARTICULACIÓN DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA* 113
COSAS DE *AMATEURS* 115

IV.
LA CONSOLIDACIÓN DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA* 119

ESQUEMA DE UNA HISTORIA
NO MUY BIEN CONTADA 120
LA CIUDADELA DE POULTON 121
BATES REDIMIDO 127
PERO LA SELECCIÓN NATURAL ES MÁS FUERTE 129
LA ECOLOGÍA EVOLUCIONARIA 135
EL *OJO ARMADO* DE LOS ECÓLOGOS
ENTRA EN LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA 143
LO ECOLÓGICO Y LO EVOLUTIVO 146
LA *ESCALADA ADAPTACIONISTA* 150
DISTINGUIR LA CRÍTICA CIENTÍFICA
DEL ANÁLISIS HISTÓRICO-EPISTEMOLÓGICO 152

NOTAS 155

BIBLIOGRAFÍA 171

AGRADECIMIENTOS

Este libro es el resultado de un proyecto de investigación realizado en el *Instituto de Historia y Filosofía de las Ciencias y las Técnicas*, de la Universidad de Paris I, subvencionado con una beca del *Consejo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico* del Brasil. Estoy en deuda, por lo tanto, con ambas instituciones y en particular con el director del Instituto, mi querido amigo Jean Gayon, por su siempre renovada confianza en mi trabajo.

No quiero privarme, además, de darme el gusto de aprovechar esta oportunidad tan propicia para agradecerles a otros amigos, los del *Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano*, por el apoyo y el reconocimiento que, desde hace ya una década y de diferentes formas, le han brindado a mi trabajo. Quiero recordarlos a todos: Aura Ponce de León; Violeta Aréchiga; Alba Pérez Ruiz; Mercedes Tapia Berrón; Paola Hernández Chávez; Raúl Gutiérrez Lombardo; Fernando Zambrana; Jorge Martínez Contreras; José Luis Vera Cortés, y Jonatan García Campos.

Hubo, por fin, una etapa preparatoria de esta investigación en la que fue fundamental el auxilio de Hélio, Thiago y Vinicius, de *Anequim*. Para ellos también mi agradecimiento.

En esa etapa, además, me fueron muy útiles y me resultaron muy iluminadoras las conversaciones sobre la historia de la biología evolucionaria que mantuve con Felipe Faria. Fue él, por otra parte, que me puso en conocimiento y facilitó el acceso a muchas de las fuentes *primarias* y *secundarias* aquí utilizadas.

INTRODUCCIÓN

Según una interpretación ya clásica y muy difundida del darwinismo, explicar la adaptación de los seres vivos a las exigencias ambientales sería el objetivo cognitivo central de la teoría de la selección natural [1]. Ésta, según Francisco Ayala (2010, p. 379) sugiere, habría "sido propuesta por Darwin primeramente para dar cuenta de la organización adaptativa, o diseño, de los seres vivos". Con todo, si nos remitimos a *Sobre el origen de las especies*, veremos que ahí la selección natural es inicialmente presentada como una explicación de la diversificación de las formas vivas a partir de un ancestro común (Darwin, 1859, p. 5). En la introducción de dicha obra, Darwin (1859, p. 3) afirma que hay evidencias suficientes para sostener la *tesis de la filiación común*, pero apunta la dificultad que representa concebir un mecanismo plausible de modificación y diversificación que sea capaz de producir seres cuyas partes estén mutuamente *coadaptadas* y, a su vez, adaptadas a las exigencias ambientales (Darwin, 1859, p. 5). Es para superar esa dificultad que la selección natural es introducida como un mecanismo de transformación y diversificación que, al mismo tiempo, opera también como un *mecanismo adaptador* (Cf. Eldredge, 2005, p. 94).

Por otra parte, y siempre asociada a esa interpretación *adaptacionista* de la teoría de la selección natural, está también la tesis según la cual dicha problemática *adaptacionista* habría sido un elemento central en algunos desarrollos de la historia natural predarwiniana y en algunas manifestaciones de la teología natural británica de la primera mitad del siglo XIX [2]. No obstante, si se examina el discurso de la historia natural anterior a 1859, e incluso el de la teología natural que se desarrolló en consonancia con ella, se verá que allí la adaptación de las estructuras orgánicas a las

exigencias ambientales siempre ocupó un lugar marginal o subordinado. Lo que ahí realmente importaba, y esto se percibe muy bien en el caso paradigmático de Cuvier (Cf. Caponi, 2008a, p. 41 y ss.), es la coherencia funcional de las estructuras orgánicas, su *mutua coadaptación*.

Es sólo con Darwin que la adaptación de esas estructuras a las exigencias ambientales se transforma en un problema crucial en el estudio de los seres vivos. De esta manera, uno de los objetivos centrales de este trabajo es el de mostrar que eso fue así por una exigencia interna a la teoría desarrollada en *Sobre el origen de las especies*. El mecanismo de cambio evolutivo por ella propuesto, la propia selección natural, supone una *lucha por la existencia* que, una vez aceptada en los términos definidos por Darwin, nos lleva a pensar que la mayor parte de los perfiles de los seres vivos debe obedecer, mediata o inmediatamente, a las acuciantes, perentorias y cambiantes exigencias que se derivan, o alguna vez se derivaron, de ese *lucha*.

El *adaptacionismo*, podemos entonces decir, es un modo de entender los seres vivos que sólo se impone como una necesidad en ese *orden de escasez* en el que Darwin transformó a la naturaleza. Este es un modo de entender a los seres vivos que, como lo intentaré mostrar en el primer capítulo, no tenía lugar y no tenía por qué tenerlo dentro de esa *imagen de la naturaleza* que la teología natural y la historia natural anterior a 1859 habían construido con base en la presunción de un plácido, generoso, y hasta tolerante, *equilibrio natural*. Por eso puede decirse que esa visión *utilitaria* o *adaptacionista* de los perfiles orgánicos que caracteriza al darwinismo es una exigencia, pero también una predicción y una consecuencia inicialmente considerada problemática (Cf. Darwin, 1859, pp. 171-206), de la propia teoría de la selección natural [3].

La minuciosa correlación entre estructuras biológicas y exigencias ambientales no es, para resumir, una simple evidencia prestablecida que haya motivado la formulación de la teoría de la selección natural como recurso para explicarla; y será a mostrar eso que dedicaré el segundo de mis capítulos. Ahí, basándome primero en un análisis del modo en el que Darwin presenta y discute sus tesis en *Sobre el origen de las especies*, defenderé que el *objetivo cognitivo* central de la formulación de la teoría de la selección natural, su genuina *razón de ser*, tal como lo promete el título

de la obra que la contiene, es el de desvendar el mecanismo por el cual ocurrió el proceso de radiación filética que habría generado esa diversidad de formas vivas que pueblan, o alguna vez poblaron, la Tierra. Insisto: una vez aceptado el mecanismo apuntado como responsable de ese proceso, ello conduce a la adopción de una *perspectiva adaptacionista*. Ésta, para decirlo de otro modo, surge como un corolario que se desprende del modo en el que Darwin resuelve el problema del *origen de las especies*. Un corolario que, como ya dije, fue inicialmente percibido como una dificultad, y sólo paulatinamente, después de la publicación de *Sobre el origen de las especies*, dio lugar a un genuino programa de investigación.

Se me podrá objetar que aunque yo por ventura tuviese alguna pizca de razón en negar que la explicación del *diseño biológico* haya sido el objetivo central de la argumentación desarrollada por Darwin en *Sobre el origen de las especies*, eso no quiere decir que aquello no sea el objetivo explicativo central de la teoría que de hecho surge de esa argumentación. Al fin y al cabo, una cosa es la intención, subjetiva o personal, del propio Darwin, que tal vez se insinúe en las líneas de su obra, y otra cosa totalmente distinta es la teoría que allí recién se estaba comenzando a construir, y cuyos perfiles sólo se delinearían con claridad en virtud del trabajo posterior de muchos otros naturalistas. Será entonces para responder a esa posible objeción que complementaré ese segundo capítulo mostrando cómo el objetivo explicativo que parece orientar la argumentación de Darwin, coincide con lo que el recurso a la noción de *ideal de orden natural*, acuñada por Toulmin (1961) en *Foresight and Understanding*, nos deja ver sobre la teoría de la selección natural considerada desde una perspectiva más *universal* o, si se quiere, más *impersonal*.

En ambos casos, lo que se perfila como *objetivo explanatorio* central es la conformación del *árbol de la vida*, lo que coincide, además, con aquello que Darwin consideraba como el gran aporte de su obra. Esto es así porque lo que en *Sobre el origen de las especies* se propone como una verdadera conquista, lo que allí se capitaliza como un verdadero logro, es la unificación teórica, en virtud de la explicación de la *unidad de tipo* por la *filiación común*, de las evidencias de la biogeografía, la paleontología y la anatomía y la embriología comparadas (Kitcher, 2001, p. 57-8; Waters, 2003, p. 127-8). Darwin (1996[1859]) veía ahí su carta más alta (Mayr, 1992,

p. 107; Sober, 2009, p. 59) y esa fue, además, la idea que impactó casi inmediatamente en los modos de hacer historia natural (Mayr, 1992, p. 36; Bowler, 1996, p. 7). Más allá de los desacuerdos sobre los mecanismos del cambio evolutivo (Bowler, 1985, p. 12; Ruse, 2009, p. 10042), todo ese universo disciplinar se comprometió rápidamente con la *tesis de la filiación común* y asumió la ambiciosa agenda de reconstruir el *árbol de la vida* [4]. Agenda a la que denominaré *programa filogenético* y cuya articulación Peter Bowler (1996) analizó en su *Life's Splendid Drama*.

La visión adaptacionista de los rasgos orgánicos, en cambio, quedó inicialmente en un segundo y menos cómodo lugar, y los naturalistas que la consideraron como motivo de investigación empírica efectiva fueron muchos menos que aquellos que se comprometieron con las reconstrucciones filogenéticas. "Ciertos tipos de estudios de campo —como Bowler (1996, p. 9) afirma— fueron inspirados por la visión general que Darwin tenía sobre como operaba la evolución". Sin embargo, como Bowler (1996, p. 10) también apunta, "hay poca evidencia de que, en los años que siguieron a la publicación de la teoría de Darwin, ese tipo de trabajo haya sido parte de una tradición de investigación realmente sustancial". Fue ahí, precisamente, en esa línea marginal de las investigaciones evolucionistas, que comenzó a tomar cuerpo eso que hoy ha recibido el rótulo, no siempre peyorativo [5], de *programa adaptacionista*. Hubo en el siglo XIX, en efecto, una segunda agenda evolucionista que, casi en sordina, se fue configurando paralelamente al más notorio y pujante desarrollo del *programa filogenético*. Así las cosas, otro de los objetivos centrales de este trabajo será precisamente mostrar que dicha agenda tiene una historia propia y relativamente autónoma de aquella que Bowler trazó en su libro mencionado.

No debe quedar la impresión de que mi pretensión sea la de criticar las tesis de Bowler. Por el contrario, mi intención es, en todo caso, la de complementarlas y hasta reforzarlas, poniendo en evidencia el carácter secundario, aun marginal, que el *programa adaptacionista* jugó en los albores de la biología evolucionaria. Ahí, la consigna más oída y acatada fue, sin duda, *'tracen filogenias'* y no *'identifiquen adaptaciones'*. Pero dado que efectivamente hubo quienes siguieron esta última línea de trabajo, creo que es pertinente comenzar a discutir por qué lo hicieron, y también por qué,

en el siglo XIX y durante toda la primera mitad del siglo XX, dicho emprendimiento cognitivo permaneció en ese segundo plano al que antes me referí.

Preguntarse por qué, después de 1859, algunos naturalistas se comprometieron con los primordios del *programa adaptacionista* es, entonces, relevante y pertinente por dos razones. La primera es que la identificación de adaptaciones, conforme lo acabo de decir y conforme espero poder mostrar en el primer capítulo, era una tarea que no tenía ningún correlato en la historia natural anterior a la revolución darwiniana. Además de eso, y he ahí la segunda razón para preguntarse seriamente por las razones del surgimiento del *programa adaptacionista*, tampoco puede decirse que el compromiso con ese programa sea idéntico al compromiso con el darwinismo. No es por el simple hecho de ser darwinista que un naturalista se compromete con el *programa adaptacionista*. Para la mayor parte de los evolucionistas del siglo XIX —reitero lo que Bowler mostró— el genuino compromiso darwiniano era el de desarrollar el *programa filogenético* tal y como Darwin había llamado a hacerlo. Si ese modo de entender el compromiso darwiniano es coherente con lo que decimos que constituye el objetivo cognitivo central de la teoría desarrollada por Darwin, entonces es menester preguntarse por lo que parece obvio, pero no lo es: ¿cuál es y en dónde reside la verdadera e íntima conexión entre ese *programa adaptacionista* y la teoría de la selección natural?

Ese es todavía el asunto del segundo capítulo; es de hecho el pivote epistemológico sobre el que gira el análisis más de corte histórico de los capítulos restantes. Y aun respondiendo esa pregunta, todavía nos faltará ver cómo fue que esa conexión entre adaptacionismo y teoría de la selección natural comenzó a ser percibida, y cómo dicha percepción pudo dar lugar, lenta y trabajosamente, a esa *segunda agenda darwiniana* que es el *programa adaptacionista*. Es por eso que en el tercer capítulo, después de haber examinado en el segundo la relación existente entre la problemática adaptacionista y la teoría de la selección natural, daré algunas indicaciones sobre cómo el propio Darwin, además de otros naturalistas como Henry Bates, Fritz Müller, Karl Semper, Edward Poulton y, sobre todo, Alfred Russel Wallace, fueron delineando los perfiles de ese *programa adaptacionista* que sólo se

consolidó en la segunda mitad del siglo XX, un siglo más tarde que el *programa filogenético.*

El *programa adaptacionista,* en efecto, tampoco tuvo un desarrollo importante durante las cuatro primeras décadas del siglo XX. En ese periodo, más allá de los por mucho tiempo cuestionados estudios sobre las coloraciones animales, directamente inspirados en los trabajos de Bates y Müller sobre mimetismo, tampoco se registró un progreso sostenido en las tentativas de apelar a la selección natural como un recurso para explicar la conformación efectiva de los seres vivos. Fue durante el periodo que va de 1940 a 1970, primero con los desarrollos de la genética ecológica de poblaciones y posteriormente por el influjo ejercido sobre los estudios evolucionistas por la ecología evolucionaria, que el *programa adaptacionista* cobró las dimensiones, el alcance y el reconocimiento que hoy posee. Es a trazar las grandes líneas de ese proceso de consolidación ocurrido en el siglo XX que dedicaré el cuarto y último capítulo de este libro.

Definitivamente lejos de la idea de que el *programa adaptacionista* haya sido la simple y obvia continuación —por una vía exitosa o *científicamente legitimada*— de una línea de pensamiento que de algún modo preexistía al darwinismo, en este libro pretendo mostrar que, además de suponer la previa formulación de la teoría de la selección natural, la articulación y la consolidación de dicho programa fue el resultado de un proceso largo y complejo. Un proceso que demoró un siglo en consumarse y cuyo estudio no pretendo agotar, sino sólo apuntar como todavía necesario. Creo, en efecto, que la historia del *programa adaptacionista,* además no haber sido aún lo suficientemente examinada y comprendida, tampoco ha sido debidamente visualizada como merecedora de un análisis específico y relativamente autónomo de aquellos que ya han recibido otros aspectos del desarrollo de la biología evolucionaria. Y aquí no sólo estoy pensando en el estudio sobre el desarrollo del *programa filogenético* hecho por Bowler.

También estoy pensando en los estudios sobre los cuestionamientos y la validación de la selección natural como mecanismo responsable del cambio evolutivo, tales como *Darwin et le après-Darwin* de Jean Gayon (1992) y *El eclipse del darwinismo* del propio Bowler (1985). Esos estudios se han centrado sobre el tópico de la legitimación de la selección como causa real y eficaz de los proce-

sos evolutivos, y le han dado un gran relieve a los relaciones entre la teoría de la selección natural y las teorías sobre la herencia. Aunque jamás pondría en tela de juicio la importancia que esos temas revisten para la historia de la biología evolucionaria, creo que ha sido precisamente su tratamiento lo que, en cierto modo, ofuscó el reconocimiento de que el *programa adaptacionista* constituía, por sí mismo, todo un tópico que merecía un estudio específico y demorado. Se confundió la batalla por la selección natural con la batalla por el adaptacionismo, y creo que una de las contribuciones de este trabajo es la de mostrar que se trató de dos batallas distintas, que fueron ganadas en distintos campos.

Por eso, y no por un alarde de esa triste forma de la falsa modestia que consiste en presentar con humildad fingida un logro que, en realidad, sería más merecedor de la disculpa o de la compasión que del encomio, es que caractericé a este trabajo como una *contribución preliminar a una historia del programa adaptacionista*. Mi pretensión no es ni más ni menos que la de establecer la pertinencia, y demarcar los contornos, de un trabajo histórico que, según espero poder mostrar, aún está por hacerse. Incluso cuando el análisis de la naturaleza y la estructura de la explicación darwiniana de la adaptación haya sido uno de los temas más discutidos por los filósofos de la biología, el *programa adaptacionista* fue por mucho tiempo la cenicienta de la biología evolucionaria, y fue también la cenicienta de los estudios sobre la historia de esa disciplina.

No hay ninguna paradoja en ello. Al ser incorrectamente considerado, por un error de análisis epistemológico, como si fuese el aspecto central de la biología evolucionaria, la identidad del *programa adaptacionista*, considerado como una agenda de trabajo con objetivos específicos y dificultades de articulación propias, quedó desdibujada y su desarrollo fue confundido con el desarrollo general de esa disciplina. Ocurrió como si la biología evolucionaria, que en realidad lo mantuvo relegado en un segundo plano durante la mayor parte de su siglo y medio de existencia, haya sido toda ella, o por lo menos en gran parte, como lo dijo Lewontin (1982, p. 145) alguna vez, "el desarrollo de un programa adaptacionista".

I.
CONTRA EL MITO DEL *ADAPTACIONISMO PREDARWINIANO*

> Je ne puis penser que la «Nature» était inconnue avant Rousseau, ni la méthode avant Descartes; ni l'expérience avant Bacon; ni tout ce qui est évident avant quelqu'un. Mais quelqu'un a battu le tambour.
>
> Paul Valery, *Tel quel.*

Defensores de un *adaptacionismo* a ultranza como Arthur Cain (1989[1964], pp. 3-6), críticos de esta posición como Stephen Jay Gould (2002, p. 330), e incluso historiadores de la biología evolucionaria como Ron Amundson (1998, p. 154; 2001, p. 307) o Michael Ruse (1983, p. 189), coinciden en sostener que la visión *utilitaria* de las estructuras orgánicas preconizada por el darwinismo tiene antecedentes en la teología natural y en la historia natural anteriores a 1859. Entre esos antecedentes suelen citar a la *Teología natural* de Paley y a los trabajos y concepciones de naturalistas como Cuvier y Lamarck. Creo, sin embargo, que esas referencias a un presunto *adaptacionismo predarwiniano*, por inocentes o poco problemáticas que parezcan, propician dos errores.

El primero de ellos es el de formarnos una imagen distorsionada de los temas y problemas que realmente ocupaban a los naturalistas predarwinianos y a los teólogos como Paley. Al considerar a estos naturalistas y teólogos como próximos a una problemática adaptacionista, se sobredimensiona la importancia que le concedían al estudio de las complejas relaciones que las particularidades morfológicas y comportamentales de los seres vivos guardaban con las exigencias ambientales y, sobre todo, con aquellas exigencias, desafíos y oportunidades planteadas por otros seres

vivos. El segundo de esos errores es el de menoscabar la novedad que el darwinismo implicó en lo atinente a esos asuntos. Al aludir a ese putativo *adaptacionismo predarwiniano* se da por supuesto que, antes de 1859, la minuciosa correspondencia entre los perfiles orgánicos y las exigencias ambientales, subrayada y explicada por el darwinismo, era un *hecho establecido* al que sólo restaba darle una explicación científica satisfactoria.

Por eso, en las páginas que siguen, y como *catarsis propedéutica* al estudio sobre el *programa adaptacionista* que desarrollaré en los demás capítulos, intentaré mostrar que el estudio de las relaciones entre el ser vivo y su ambiente estaba muy lejos de ocupar un lugar destacado en la historia natural y en la teología natural que anteceden a la revolución darwiniana. Para ello me referiré en particular, aunque no exclusivamente y de un modo inevitablemente sucinto, a las obras de Paley, de Buffon, de Lamarck y, sobre todo, de Cuvier. Mi idea es que, a este respecto, existen diferencias muy significativas entre los intereses que caracterizan a la historia natural darwiniana y aquellos intereses que caracterizan a la obra de Paley y a la de los otros influyentes naturalistas que acabo de mencionar. Diferencias que, según me permitiré sugerir, obedecen al hecho de que contrariamente a lo que ocurría con Darwin, tanto los teólogos naturales *à la Paley*, como los naturalistas predarwinianos, eran aun tributarios de una idea de *economía natural* en donde cada ser vivo tenía una función a cumplir y no un lugar a ser conquistado y a ser defendido.

LA TEOLOGÍA NATURAL

A partir de obras como *The Wisdom of God Manifested in the Works of Creation*, publicada por John Ray en 1692, o la *Physico-Theology* de William Derham en 1713, el tópico de la correlación existente entre estructuras orgánicas y *modos de vida* cobró algún relieve en la historia natural inglesa del siglo XVIII (Cf. Drouin, 1993, p. 39; Bowler, 1998, p. 109 y ss.). Aun así, como esos títulos lo indican, el tópico era ahí tratado como una cuestión teológica planteada en los límites de una historia natural que, en sentido estricto, era mayormente entendida como una actividad puramente taxonómica (Rehbock, 1983, p. 5; McIntosh, 1985, p. 4). Para esos autores, anclados en una tradición del pensamiento inglés que también se

manifiesta en Boyle (1985[1666] p. 195) y en Newton (1956[1706] p. 28), tanto la mutua *coadaptación* de las estructuras orgánicas en el seno del viviente individual, como su conformidad a las condiciones de vida que le eran propias, podían ser consideradas como *evidencias empíricas* de la sabiduría y de la bondad divinas (Becquemont [1], 2010, p. 84). Es bajo ese mismo *leitmotiv* que Linneo [2] retomó el tema, enfatizando, sobre todo, el modo en que las estructuras biológicas están dispuestas de forma tal que permiten que los seres vivos ocupen su lugar y cumplan su papel en la *economía natural* [3].

Lo que ahí se entendía por *economía natural* no era otra cosa que "la muy sabia disposición de los seres naturales, instituida por el soberano creador, según la cual tales seres tienden a fines comunes y poseen funciones recíprocas" (Biberg, 1972[1749], pp. 57-8). Es así como Linneo se lo hace decir a su alumno Christophorus Gedner (1972[1752], pp. 164-5):

> En cada planta, en cada insecto, observaremos alguna habilidad particular que no encontramos en los otros cuerpos. Y, después de haberlos comparado entre ellos, constatamos que eso no fue hecho al azar, sino con un fin preciso y determinado, por una causa determinada, que sirve, sea a la propagación de la planta o del animal, sea a su conservación, *sea en función de aquellos otros seres con los que se vincula*. Constatamos cómo las plantas se conservan contra los rigores de los elementos y contra los ataques de los animales; cómo cada animal goza de sus medios de defensa, gracias a los cuales se puede proteger de los ataques de los otros; de tal manera que nada de aquello que ha sido creado pueda ser destruido.

Es esa misma perspectiva linneana que sirvió de base para la *Natural Theology* que Paley publicó en 1805. En esta obra, leída y releída obsesivamente por Darwin (1892, p. 19) durante sus años de estudiante de teología en Cambridge (Ruse, 2005 p. 5; Desmond y Moore, 2000, p. 109), nos encontramos con ciertos análisis de algunas singularidades morfológicas de distintos seres vivos que, muchas veces se lo observado, parecen prefigurar la perspectiva *utilitaria* propiciada por la teoría de la selección natural (Ruse, 1983, p. 232; Gould, 1994, p. 138). En ella, por ejemplo, la lengua del pájaro carpintero, a la cual también se alude en *Sobre el origen de las especies* como ejemplo privilegiado de artilugio (*contrivance*)

adaptativo, es citada y analizada en función de su adecuación como recurso para la captura de insectos que habitan en troncos. Dicha estructura, nos dice Paley (1809, p. 250), "es un instrumento particular para un uso particular" cuya existencia sólo puede explicarse por la mediación de un *designio*.

Es necesario remarcar, sin embargo, que, en su mayor parte, los ejemplos de *diseño* orgánico a los que Paley apela en sus argumentos aluden mucho menos a *papeles biológicos*, como el de la lengua del pájaro carpintero, que a la mutua correlación e integración de las partes en el interior cada ser vivo y a sus funciones en la preservación de lo que él llama de *economía animal* (Paley, 1809, p. 268). A Paley la *correlación funcional de las partes* parece interesarle más que su eventual *conveniencia ecológica*, y su *teología natural* es definitivamente mucho más rica en descripciones anatómicas y fisiológicas que el análisis que puedan recordarnos a las narraciones *adaptacionistas darwinianas*. La secreción de jugos gástricos útiles para la digestión (Paley, 1809, pp. 90-1), las complejas relaciones de mutua interdependencia que guardan entre sí los huesos y las articulaciones del esqueleto humano (Paley, 1809, cap. 8), la disposición de los músculos con su *maravillosa* aptitud para producir el movimiento (Paley, 1809, cap. 9), y la compleja red de los vasos sanguíneos (Paley, 1809, cap. 10), constituyen sin ninguna duda, los puntos más fuertes de su argumentación.

Eso es comprensible; como observó William James (1974 [1907], p. 80), "para el gorgojo bajo la corteza, la admirable adecuación del organismo del pájaro carpintero para extraerlo ciertamente implica un diseñador diabólico". Aunque Paley (1809, p. 468 y ss.) haya intentando esbozar una justificación teológica para la existencia de antagonismos entre los seres vivos y para la posesión, por parte de éstos, de estructuras diseñadas para producir daños en otras especies, lo cierto es que ese tipo de fenómenos no dejaba de constituir una dificultad dentro de su línea general de argumentación.

Las *contrivances*, o *artilugios*, de significación puramente fisiológica, y la exquisita complejidad de la *economía animal*, constituían para Paley tópicos mucho más fácilmente transitables y definitivamente más adecuados para demostrar no sólo la existencia y la inteligencia del *Creador*, sino también su suprema benevolencia para con sus humildes criaturas. En todo caso, si se

quería ir un poco más allá de esos análisis relativos a la mutua conveniencia de las partes en el seno del propio organismo, se podía dirigir la mirada a la relación que los cuerpos animados guardan con su entorno físico inmediato.

De este modo, al introducir este último tópico en el inicio de su decimoséptimo capítulo titulado "La relación de los cuerpos animados con la naturaleza inanimada", Paley (1809, p. 291 y ss.) nos dice que hasta ahí él ha considerado las relaciones que guardan "las partes de un animal con otras partes del mismo animal, o con aquellas de otro individuo de la misma especie [4]". Aunque agrega que "los cuerpos de los animales [también guardan] en su constitución y propiedades, una estrecha e importante relación con naturalezas externas a él". Los cuerpos vivos, en efecto, "guardan una estrecha relación con los elementos por los cuales están rodeados" (Paley, 1809, p. 291) Es en esa conveniencia que existe entre el ala del ave y el medio aéreo, y entre la aleta del pez y el medio acuático, Paley encontraba una evidencia de la existencia y de la generosidad divinas mucho más directa y contundente que esas conflictivas e insidiosas relaciones que las diferentes especies de seres vivos guardan entre sí. Esas relaciones insidiosas que después, con Darwin, se colocarán en el centro de las atenciones de la historia natural.

Me apuro a subrayar, además, que ese foco en la organización interna del viviente que caracteriza a la *Teología natural* de Paley, está también presente en los análisis sobre las correlaciones entre estructura y función que encontramos en las reflexiones de algunos teólogos naturales posteriores, como William Kirby (1837), Charles Bell (1837) y Peter Roget (1840). Al igual que en las reflexiones de Paley, y como veremos sucede con los trabajos de Cuvier, que era el naturalista de referencia de esos teólogos posteriores, en las obras de estos últimos tampoco hay mucho que se aproxime a esos pormenorizados análisis que Darwin (1877) hará sobre las variados recursos con los que las orquídeas suelen facilitar su fecundación por parte de un insecto (Cf. Cronin, 1991, p. 102).

En los escritos de estos teólogos, es cierto, podemos encontrar más referencias puntuales a las relaciones entre estructuras orgánicas y ambiente que las que encontramos en Cuvier o en el propio Paley (Cf. Blanco, 2008); aun así, el espíritu general de sus reflexiones continúa siendo *cuvieriano* (Cf. Whewell, 1837, p. 472; 1847, p.

633). Lo que en ellas realmente importa son, primariamente, las correlaciones funcionales de los órganos entre sí y, secundariamente, cierta correspondencia de éstos con el entorno físico inmediato y no con el entorno biótico. Y si este asunto es mencionado, esa mención siempre es marginal.

De los cuatro teólogos naturales aquí citados (Paley, Bell, Kirby y Roget), William Kirby es el único en el que puede encontrarse alguna referencia más clara a la relación entre las estructuras orgánicas y el medio biótico. La carta 21 de *An Introduction to Entomolgy* (Kirby y Spence, 1858), dedicada a los *recursos por medio de los cuales los insectos se defienden*, constituye uno de los pocos textos vinculados a la tradición de la teología natural en los que se anticipa algo del interés por esos asuntos que posteriormente serán destacados por el darwinismo. También encontramos algo de eso en las brevísimas referencias que esa obra hace a la posible utilidad protectiva de los destellos de las luciérnagas (Cf. Kirby y Spence, 1858, p. 514). Con todo, el eje organizador de las reflexiones que Kirby desarrolla en su obra teológica continúa siendo la temática cuvieriana de la *correlación de los órganos* a la que me referiré un poco más adelante (Cf. Kirby, 1837, p. xxvi).

DARWIN Y LA DEBACLE DE LA IDEA CLÁSICA DE *ECONOMÍA NATURAL*

> Un materialista francés, no recuerdo ahora cuál, dijo que la vida es el conjunto de funciones que resisten a la muerte. Y así la definió agónica o polémicamente. La vida era, pues, para él, la lucha, la agonía. Contra la muerte y también contra la verdad de la muerte.
>
> Se habla de *struggle for life*, de lucha por la vida; pero esta lucha por la vida es la vida misma, la *life*, y es a la vez la lucha misma, la *struggle*.
>
> Miguel de Unamuno, *La agonía del cristianismo.*

En realidad, para que el interés central de los naturalistas se pudiese desplazar desde la correlación de forma y función en el interior del ser vivo, a la correlación entre los perfiles orgánicos y las exigencias del medio, y para que los antagonismos entre los seres vivos conquisten esa importancia que tienen en la historia natural darwiniana, era necesario que se operase una alteración

radical en el modo de ver la naturaleza y en el modo de entender el lugar de los diferentes seres vivos dentro de ella. Esa alteración tiene que ver con la debacle de la idea clásica de *economía natural*. Esta es una idea clara y explícitamente sostenida por Linneo y Paley, y presente, de un modo u otro, en toda la historia natural predarwiniana. La perspectiva darwiniana presupone el abandono de esa idea (Limoges, 1976, p. 77 y ss.) y, aunque a primera vista pueda parecer paradójico, fue precisamente lo que condujo a que, después de la revolución darwiniana, la temática de los *artilugios adaptativos*, que siempre había sido más un asunto de reflexión teológica que de investigación empírica, comenzase a ser considerado como tópico de historia natural.

Esto constituye una recuperación sólo aparente o, por lo menos, superficial, de la temática teológica. Porque, como es obvio, ese interés darwiniano por las relaciones existentes entre las peculiaridades morfológicas de los seres vivos y sus condiciones de vida, obedece a motivos totalmente diferentes y, en definitiva, opuestos de aquellos que inspiraban a las reflexiones de Ray, de Linneo y de Paley. Éstas eran siempre explícita o implícitamente tributarias de un cierto *mutualismo providencial* según el cual los organismos, no sólo presentan características que les permiten perpetuarse y sostenerse en las condiciones que les fueron dadas por el Creador, sino que además existen "en función de los otros organismos" (Limoges, 1972, nota 55 a Gedner, 1972[1752]).

De hecho, pese al reconocimiento de que animales y plantas están dotados de recursos que les permiten propagarse y conservarse, enfrentando las acciones destructivas de aquellos otros seres vivos que de ellos se alimentan (Biberg, 1972[1749]), la concepción clásica de la *economía natural* se basaba en el presupuesto de que todos los seres vivos, presas o depredadores, "no existen para ellos mismos sino para los otros" (Wilke, 1972[1760], p. 119) Así pues, más allá de una primera apariencia, esos recursos para la propagación, la conservación y la destrucción sirven, en última instancia, no a una cruel guerra de *todos contra todos*, sino a la propia realización y manutención de un equilibrio natural que garantiza y exige la subsistencia de todas las especies creadas (Gedner, 1972[1752], p. 165).

En el marco de ese *mutualismo providencial*, la *razón de ser* de un ser vivo y de cualquiera de sus atributos, residirá en la contribu-

ción que la existencia de ese ser pueda hacer para la manutención de un orden natural, y es ahí precisamente en donde radica una de las diferencias más notorias entre el punto de vista sostenido por Darwin y aquel sostenido por Linneo y por Paley [6]. Para Darwin, cada especie existe por cuenta, riesgo y beneficio propio. De este modo, al analizar las particularidades morfológicas o etológicas de un ser vivo, lo único que nos habrá de interesar es la contribución que ellas puedan hacer, o que puedan haber hecho, para la supervivencia de su linaje. Es ahí donde estará su *razón de ser*. En el darwinismo, el *mutualismo* sólo puede ser una apariencia o un *subterfugio*. Por eso el propio Darwin (1859, p. 201) decía que, "si se pudiese probar que cualquier parte de la estructura de una especie cualquiera ha sido formada para el bien exclusivo de otras especies, esto aniquilaría mi teoría porque una cosa semejante no podría haber sido producida por la selección natural".

En la perspectiva de Darwin, los seres vivos no tienen posiciones y funciones preasignadas en una *economía natural* estática y estable. Lejos de eso, dichos seres vivos están condenados a tener que conquistar y defender permanentemente su lugar en un mundo que puede muy bien seguir sin ellos y cuyas exigencias cambian a cada momento. Por tal motivo, la capacidad que los seres vivos tienen de sostenerse en ese mundo ya no puede ser considerada como un dato cómodamente presupuesto.

En cambio, la preocupación por saber cómo los seres vivos se las arreglan para sobrevivir en el marco de una naturaleza hostil y mezquina, era totalmente ajena a naturalistas como Buffon, Lamarck y Cuvier. Es que éstos, aun si han abandonado el tratamiento explícito del tópico linneano relativo a cómo las diferentes habilidades y particularidades morfológicas de los seres vivos permitían su inserción en la *economía natural*, aceptaban todavía esa misma idea de *economía* como un presupuesto, a veces implícito, pero nunca cuestionado. Así, aun siendo un crítico acérrimo de Linneo en muchos otros aspectos (Cf. Caponi, 2010a, p. 72 y ss.), y aun habiendo profesado siempre una gran desconfianza hacia toda invocación de *causas finales* para explicar los fenómenos naturales (Cf. Caponi, 2010a, p. 59 y ss.), Buffon todavía aceptaba una concepción providencial de la economía natural:

> Para que los seres se sucedan, es necesario que ellos se destruyan entre sí; para que los animales se nutran y subsistan, es necesario que ellos destruyan a los vegetales o a otros animales; y como antes y después de la destrucción la cantidad de vida permanece siempre igual, parece que debería ser indiferente a la Naturaleza que tal o cual especie destruya más o menos. Sin embargo, como *una madre ecónoma, al seno mismo de la abundancia*, ella ha fijado limites al dispendio y ha prevenido el derroche aparente: dando solamente a unos pocos animales el instinto de nutrirse de carne, ella incluso redujo esas especies voraces y carniceras a un número muy pequeño de individuos, mientras que multiplicó de un modo más abundante a las especies y a los individuos de aquellos animales que se nutren de plantas; y en los vegetales ella parece haber prodigado las especies, y repartido profusamente en cada una de ellas el número y la fecundidad (Buffon 2007[1753a], p. 572).

Por otro lado, y aunque sin duda la insistencia de Cuvier sobre las extinciones contribuyó a erosionar y socavar la idea clásica de *economía natural*, no es tampoco menos cierto que, desde la perspectiva de este último y como muchos autores lo han subrayado [7], la presencia de un viviente en el mundo era una necesidad inscrita en un orden por lo general estable y no una frágil e incierta contingencia (Cf. Cuvier, 1788, p. 65; 1805, p. 18). En su carta a C. M. Ptaff del 17 de noviembre de 1788, Cuvier (1858 [1788], p. 71) todavía le asignaba a la historia natural el objetivo de "indagar cuidadosamente las relaciones de todos los seres existentes con el resto de la naturaleza y mostrar sobre todo su parte en la economía de ese gran todo [8]", y digo *todavía* porque es evidente que Cuvier abandonó más tarde ese objetivo, aunque mantuvo la idea de *economía natural* como presupuesto de sus otras indagaciones.

Lo más interesante es que esa idea de *economía natural* ni siquiera haya sido cuestionada por el *transformista* Lamarck. Para este autor, la naturaleza tiende a la manutención de cierto equilibrio u orden en el cual "las razas de los cuerpos vivos subsisten todas pese a sus variaciones" y en el cual "los progresos adquiridos en el perfeccionamiento de la organización nunca se pierden [9]" (Lamarck, 1994[1809], p. 130). Para Lamarck, incluso, la extinción sólo podía ocurrir aisladamente y sobre todo por la intervención del hombre [10]; por eso, desde su perspectiva, lo que hoy llamaríamos la *viabilidad ecológica* del viviente no planteaba ningún inte-

rrogante, ni merecía tampoco mayores explicaciones (Cf. Limoges, 1976, pp. 45-6).

De esta forma, aunque no es una parte explícita de la agenda de la historia natural desarrollada en la primera parte del siglo XIX, el tema de la *economía natural* todavía definía y limitaba esa misma agenda, tornando innecesaria la pregunta de por cómo los diferentes seres vivos conseguían conservar o conquistar su lugar en la naturaleza. Ésta no era vista como un páramo amenazador, y eso, me parece, explica el escaso interés que la historia natural predarwiniana mostraba por el estudio sobre los recursos con los que los seres vivos enfrentaban los diversos retos impuestos por el ambiente en el cual desarrollaban sus existencias.

Es cierto, claro, que el viviente de la historia natural predarwiniana está siempre asediado por la muerte. Pero se trata, por así decirlo, de la muerte fisiológica. Se trata de la *misma muerte* que asediaba al viviente de Bichat [11] (1994[1822], p. 58): la interrupción de ese lábil torbellino que es la vida entendida como resistencia a la inercia disgregante de las fuerzas físicas (Cf. Clauzade, 2010, pp. 66-7). Es entonces el estudio de las leyes fisiológicas de la organización, y no el de minucias morfológicas que puedan servir como recursos de supervivencia, lo que permite explicar cómo es que el viviente se resiste a esas fuerzas de lo no vivo que lo jaquean. El ser vivo darwiniano, en tanto, está siempre asediado por otros vivientes que tienden a quitarle su frágil lugar bajo el sol (Cf. Darwin, 1859, p. 62). Aunque esa idea ya se había *asomado* en las obras de Robert Malthus (1983[1798], p. 41), de Augustin De Candolle (1820, p. 384), y del propio Charles Lyell (1832, p. 131), el hecho es que ningún naturalista anterior a Darwin se preocupó mucho por indagar sobre cómo los seres vivos conseguían preservar ese lugar. Eso lo podemos constatar prestando atención a algunos aspectos significativos de las obras de Buffon, Lamarck y Cuvier.

BUFFON Y SU IDEA DE *DEGENERACIÓN* [12]

La noción de *adaptación*, como bien lo subrayó Jaques Roger (1983, p. 169), "está totalmente ausente en el pensamiento de Buffon [13]". Sin embargo, su idea de que, acumulados a lo largo de varias generaciones, los efectos del clima y de la alimentación pueden hacer *degenerar* las formas originales de las diferentes especies de

animales, puede sugerir que en la *historia natural general y particular* ya haya existido una idea, quizá vaga, de amoldamiento y de adecuación de las formas vivas a sus *condiciones de existencia*. Veremos a continuación que eso no es así y que la degeneración no es para Buffon nada semejante a un mecanismo adaptador. Subrayar esto es particularmente importante porque el modo en que Buffon entendía la relación existente entre los cambios ambientales y los cambios en las formas orgánicas, estuvo de algún modo vigente hasta el liminar mismo de la revolución darwiniana. Según Buffon (1749a, p. 44):

> El cuerpo de un animal es una especie de molde interior, en el que la materia que sirve a su crecimiento se modela y se asimila al todo, de manera que, sin que ocurra ningún cambio en el orden y la proporción de las partes, de ahí resulte, sin embargo, un aumento en cada parte tomada separadamente; y es ese aumento de volumen que llamamos desarrollo, porque se creyó explicarlo diciendo que, estando el animal formado en pequeño como él es de grande, no sería difícil concebir que las partes se desarrollaban a medida que una materia accesoria venía a aumentar proporcionalmente cada una de ellas. Pero este mismo aumento, este desarrollo, si se quiere tener una idea nítida de él, sólo puede pensarse considerando el cuerpo del animal, e incluso cada una de sus partes que deben desarrollarse, como siendo moldes interiores que sólo reciben la materia accesoria en el orden que resulta de la posición de todas ellas.

Si suponemos "que el cuerpo del animal o del vegetal es un molde interior que posee una forma constante, pero cuya masa y volumen pueden aumentar proporcionalmente, y que el crecimiento, o, si se quiere, el desarrollo del animal o del vegetal, ocurre por la extensión de ese molde en todas sus direcciones exteriores e interiores" (Buffon, 1749a, pp. 42-3), no podremos explicar ese proceso sin presuponer, a su vez, que ese molde ya está constituido antes de que el mismo comience (Roger, 1993, p. 546). Es eso lo que Buffon hace apelando a una teoría en la cual los gérmenes, o moldes, de los nuevos organismos, son considerados como un subproducto del propio proceso de nutrición y crecimiento de sus progenitores (Cf. Aréchiga, 1999, p. 5). Según esa teoría, cuando la materia nutritiva asimilada por un organismo formado excede el nivel necesario para garantizar su propia nutrición y su desa-

rrollo, cosa que en general sólo ocurre en el organismo adulto, "ella es renviada desde todas las partes del cuerpo hacia uno o varios reservorios bajo la forma de un licor que contiene todas las moléculas análogas al cuerpo del animal y, consecuentemente, todo aquello que es necesario a la reproducción de un pequeño ser enteramente semejante al primero"(Buffon, 1749a, p. 422).

Buffon supone, en efecto, que cada parte del organismo *devuelve* aquellas *moléculas orgánicas* que no precisa para mantenerse o crecer. Pero no las devuelve como las recibió: las devuelve ya modeladas, y esto permite que, una vez juntas en esos reservorios, ellas, siguiendo su natural impulso a aglomerarse, se puedan amalgamar conforme un orden que reproduce el molde del organismo que las asimiló (Cf. Flourens, 1850, p. 109; 1864, p. 46). "Cada parte del cuerpo —nos dice Buffon (1749a, p. 425)— renvía las moléculas orgánicas que ya no puede aceptar", pero "esas moléculas son absolutamente análogas a cada parte desde las que son renviadas, porque ellas estaban destinadas a nutrir esa parte; por eso, cuando todas las moléculas reenviadas desde todo el cuerpo se juntan, ellas deben formar un cuerpecito parecido al primero, porque cada molécula es parecida a la parte desde la que fue renviada".

Es decir, para Buffon, como para los *preformacionistas*, el desarrollo es simplemente el crecimiento de un germen ya conformado (Cf. Andrade, 2009, p. 105). Sin embargo, para él, "no hay gérmenes prexistentes, ni gérmenes contenidos al infinito los unos dentro de los otros, sino una materia orgánica siempre activa, siempre lista a amoldarse, a asimilarse y a producir seres semejantes a aquellos que la reciben" (Buffon, 1749a, p. 426). Es precisamente ese *preformacionismo sin prexistencia* (Roger, 1993, p. 546), lo que le permite explicar la degeneración. Sucede que si es todo el organismo el que reproduce su forma en virtud del moldeamiento que cada una de sus partes ejerce sobre las partículas de materia orgánica que compondrán al embrión (Roger, 1989, p. 412), entonces, el estado en que esas partes se encuentren en el momento de recibir y devolver esas partículas orgánicas innecesarias para su propia nutrición, también incidirá en los perfiles que ese nuevo organismo venga a adoptar.

Como tantos otros naturalistas desde Aristóteles (Gayon, 2006, p. 105), Buffon nunca dudó de lo que hoy llamaríamos *transmisión*

de las modificaciones o *de los caracteres adquiridos* (Rostand, 1932, p. 64), y su teoría de la reproducción constituía una explicación razonablemente satisfactoria de ese fenómeno. Ella no sólo permitía explicar *el hecho* de que "los perros a los que, de generación en generación, se le cortan las orejas y el rabo, transmiten esas faltas, total o parcialmente, a sus descendientes" (Buffon, 1766, p. 322), sino que también posibilitaría comprender cómo los efectos que el clima y la alimentación ejercen sobre los perfiles de lo viviente, eran pasibles de acumularse y acentuarse a lo largo de generaciones sucesivas. Por eso, para entender el mecanismo de la *degeneración*, y la naturaleza de los cambios que puede producir, es menester comprender el modo por el cual los factores ambientales y el modo de vida pueden afectar los perfiles de ese organismo individual que engendrará el molde de ese nuevo organismo a ser formado. A este respecto, ningún texto de Buffon me parece más claro que su artículo sobre el ciervo aparecido en el tomo sexto de su *Historia natural general y particular*.

"Lo que hay de más constante, de más inalterable en la naturaleza", leemos allí, es "el molde de cada especie, tanto en los animales cuanto en los vegetales", y "lo que hay de más variable y corruptible, es la sustancia que los compone". Ésta,

> en general, parece ser indiferente a recibir tal o cual forma, y pasible de soportar todas los moldeamientos posibles: las moléculas orgánicas, es decir, las partes vivas de esa materia, pasan de los vegetales a los animales sin destrucción, sin alteración, y forman indiferentemente la sustancia viviente de la hierba, de la madera, de la carne y del hueso.

Se podría decir, por eso, que en los seres vivos

> la materia jamás puede prevalecer sobre la forma, y que sea cuál sea la especie de alimento que tome un animal, [...] ese alimento no podrá cambiar su forma, y no tendrá otro efecto que el de mantener o el de hacer crecer su cuerpo, modelándose conforme cada parte del molde interior.

Esto explicaría muy bien el hecho de que "los animales que viven sólo de hierba, que parece ser una sustancia muy diferente de la de su cuerpo, obtengan de esa hierba con qué hacer carne y

sangre"(Buffon, 2007[1756a], p. 722). Sin embargo, continúa el naturalista (2007[1756a], pp. 722-3),

> si observamos la naturaleza de un modo más atento, percibiremos que a veces esas moléculas orgánicas no se asimilan perfectamente al molde interior, y que a menudo la materia influye sobre la forma de una manera bastante sensible: el tamaño, por ejemplo, que es uno de los atributos de la forma, varía en cada especie según los diferentes climas; [mientras tanto] la calidad y la cantidad de la carne, que son otros atributos de la forma, varían según los diferentes alimentos.

Es decir, "esa materia orgánica que el animal asimila a su cuerpo por la nutrición, no es entonces absolutamente indiferente a recibir tal o cual modificación, ella no está absolutamente despojada de la forma que tenía anteriormente, y retiene algunos caracteres propios de su primer estado", y, de ese modo, "ella actúa [...] por su propia forma sobre la del cuerpo organizado que nutre". Por eso, "aunque esa acción sea casi insensible" e "infinitamente pequeña en comparación con la de la forma que constriñe esa materia nutritiva a asimilarse al molde que la recibe", la misma "debe producir, con el tiempo, efectos muy sensibles".

Esa resistencia activa que la materia ejerce en contra de la hegemonía de la forma queda perfectamente ilustrada en el caso de los cuernos del ciervo. Este animal, nos dice Buffon (2007[1756a], p. 723), "que sólo habita en el bosque, y que vive exclusivamente, por así decir, del propio bosque, porta sobre su cabeza una especie de madera, que no es otra cosa que un residuo de esa alimentación". El castor, mientras tanto, "que habita las aguas, y que se nutre de pescado, posee una cola cubierta de escamas", y algo semejante ocurre con "la carne de la nutria y de la mayoría de las aves ribereñas". Estos animales, sostiene Buffon, nos proveen "una comida de cuaresma, una especie de carne de pescado". Se puede presumir, por eso:

> Que animales a los cuales se les diese siempre la misma especie de comida, tomarían en bastante poco tiempo un barniz de las cualidades de esa comida, y que, por fuerte que sea la impronta de la Naturaleza, si se continuase siempre a darles la misma alimentación, con el tiempo resultaría una especie de transformación [...] contraria a esa Naturaleza. No sería ya el alimento que se asimilaría enteramente a la forma del animal, sino el animal que se asimilaría, en parte,

> a la forma del alimento, como lo vemos en los cuernos del ciervo y en la cola del castor (Buffon (2007[1756a], p. 723).

En cierto modo, parece decir Buffon, *somos lo que comemos*; y esto también permitiría explicar el hecho de que, en general, la influencia del alimento sea mayor, y produzca efectos más notorios, "sobre los animales que se nutren de hierbas o de frutos" (Buffon, 1766, p. 321). Mientras tanto, los animales

> que viven de sus presas, varían menos por esa causa que por la influencia del clima; porque la carne es un alimento preparado y ya asimilado a la Naturaleza del animal carnicero que la devora; en cuanto que la hierba, siendo el primer producto de la tierra, posee todas sus propiedades, y transmite inmediatamente las cualidades terrestres al animal que de ella se nutre (Buffon, 1766, p. 321-2).

Con todo, si la explicación que Buffon nos da al respecto de cómo entendía el influjo de la alimentación sobre la forma del viviente es muy elocuente, no ocurre nada semejante con el influjo del clima. Lamentablemente, en ningún lugar Buffon nos da una explicación que sea tan explícita de cómo el clima modifica los perfiles de los seres vivos como aquella que nos dio sobre los efectos de la alimentación. Queda claro, sin embargo, que consideraba que el color, el tamaño y el temperamento de los vivientes eran muy sensibles a esa variable [14]; además, puede inferirse que Buffon tendía a suponer que esa influencia del clima sobre los perfiles de lo viviente, también se ejercía por la mediación de la alimentación (Cf. Buffon, 1766, p. 315).

El clima de una región, según nos dice en "Los animales salvajes", afecta más directamente a los vegetales que en ella crecen, y es por la mediación de éstos que ese clima influye sobre las cualidades de los hombres y las bestias carnívoras. "La tierra", leemos allí, "hace las plantas, la tierra y las plantas hacen a los animales", y "la tierra, las plantas y los animales hacen al hombre". Por eso, las cualidades físicas y las costumbres "del hombre y de los animales que viven sobre los otros animales como sobre las plantas, dependen, aunque menos inmediatamente, de esas mismas causas", las que afectan la vida y el crecimiento de esos seres que los sustentan (Buffon, 2007 [1756b], p. 705). La alimentación parece ser, al final de cuentas, la variable más decisiva: ella, como observaba Rostand (1932, p. 63) comentando este aspecto del

pensamiento de Buffon, al *influenciar la forma interior*, "actúa de una manera más profunda que el clima".

Es también muy posible que Buffon haya pensado que los procesos por medio de los cuales un organismo individual responde para sobreponerse y adecuarse a un cambio de la temperatura ambiente, o de cualquier otra variable atmosférica, podían también afectar, de un modo permanente, algunos aspectos de su constitución y, así, influir también en los rasgos de su descendencia. En este sentido, se podría considerar a Buffon como un precursor de las tesis *aclimatacionistas* (Cf. Osborne, 1994; Caponi, 2007) que fueron desarrolladas en el siglo XIX por Isidore Geoffroy Saint Hilaire (1832; 1861) y a las que nos referiremos en este mismo capítulo un poco más adelante. A este respecto debemos evitar atribuirle al proceso de degeneración una *positividad* que Buffon estaba muy lejos de concederle. La degeneración no era la conquista de la armonía con un nuevo clima; era la simple degradación de una forma originaria producida por las condiciones de vida (Bowler, 1998, p. 133).

Por eso, decir que "lo que Darwin llama *perfeccionamiento*, Buffon lo llama degeneración" (Flourens, 1864, p. 16) es una doble inexactitud. Buffon nunca le atribuyó a la degeneración la capacidad de optimizar las formas orgánicas en vistas a una mejor adaptación del organismo a su ambiente. Darwin, por su parte, nunca consideró que el efecto directo de factores como el clima y la alimentación pudiesen explicar el surgimiento o la optimización de estructuras adaptativas. En este último punto el acuerdo entre Darwin y Buffon hubiese sido total: las influencias directas del clima y la alimentación, así como los efectos de otros factores físicos, pueden trastocar las formas orgánicas, pero no hay razón para pensar que esos cambios puedan traer alguna ventaja para los seres que los padecen.

Es necesario entender, además, que en el seno de una naturaleza que para Buffon era como una *madre ecónoma*, en la cual reinaba cierta abundancia, los animales no tenían por qué tener demasiadas dificultades para sobrevivir. Sus perfiles, por eso, no tenían por qué ser vistos como estrictamente ajustados a sus *condiciones de existencia*, y menos todavía como armas para la *lucha por la existencia*. Sus modificaciones, por lo tanto, aun apartándolos de su conformación originaria, además de no tener por qué ser

útiles, tampoco tenían que resultar perniciosas. En el mundo buffoniano, donde hay margen para que un ciervo soporte un fardo de ramas que le crecen sobre su cabeza, y donde hay margen para que el tucán sobreviva pese a portar un pico que le estorba y en nada lo ayuda (Cf. Buffon, 2007[1780], p. 1168), hay margen también para degenerar sin que el precio de ese cambio sea la extinción. Hará falta mucho *darwinismo*, mucha *lucha por la existencia*, y mucha *selección natural* para que las cosas dejen de pensarse así.

Es cierto: en las últimas páginas de "Los animales comunes a los dos continentes", Buffon (1761, p. 126) recuerda la extinción del mamut y reconoce la posibilidad de que muchos otros animales menores, "más débiles y menos notables", pueden haber perecido y desaparecido sin dejar rastro. Sin embargo, cuando en *Las épocas de la naturaleza*, Buffon (1988[1788], pp. 165-72) especula sobre esas extinciones, queda claro que éstas sólo pueden ser el resultado de cambios climáticos demasiado pronunciados como para ser tolerados, con o sin *degeneración* (Cf. Roger, 1989, p. 545). Además, en sus conjeturas sobre esa cuestión nada se insinúa que sea semejante a un antagonismo entre los seres vivos al cual imputarle, aunque sea parcialmente, esas extinciones (Cf. Caponi, 2010a, p. 106). Buffon, a diferencia de Darwin, estaba interesado en lo que permitía que la vida existiese, y no en lo que permitía que los seres vivos sobreviviesen.

LAMARCK: BUFFONIANO MÁS QUE *PROTODARWINIANO* [15]

> Cada escritor crea a sus precursores.
>
> Jorge Luis Borges,
> "Kafka y sus precursores".

Claro que Buffon no era, desde luego, el candidato más fuerte para representar la figura del *adaptacionismo predarwiniano*. En ese terreno, Lamarck parece tener credenciales más claras y reconocidas, y es innegable que sus escritos mencionan múltiples peculiaridades morfológicas que hoy consideraríamos ejemplos de adaptaciones. Aun así, si leemos atentamente dichos escritos, veremos que esos ejemplos no son interpretados de un modo que

realmente merezca el rótulo de *adaptacionista*. La singularidad morfológica puede ser hoy un indicio poderoso de *adaptación*, pero no lo era para Lamarck. Para él esa singularidad merecía y podía ser explicada; merecía serlo en tanto la misma constituyese una anomalía con relación a la *serie* o *escala natural* de las formas, y podía serlo apelando a los fenómenos fisiológicos que la acción de las circunstancias podían desencadenar en los organismos individuales. Aunque esa explicación no presuponía ni apelaba a la supuesta utilidad que el rasgo en cuestión pudiese eventualmente comportar para sus portadores.

La verdadera batalla de Lamarck fue siempre la defensa de la *serie* o *escala de los seres*, tanto en el plano de la botánica como en el de la zoología, y es en ese contexto en donde debemos situar sus ideas sobre la influencia de las circunstancias en las conformaciones de los organismos [16]. Lo que habitual y descuidadamente se considera como la *teoría lamarckiana de la adaptación* no es más, en estos términos, que un recurso para explicar, sin romper con la *idea de serie*, el hecho de que las formas vivas particulares presentasen peculiaridades organizacionales que no nos permiten alinearlas sucesivamente como eslabones contiguos de una escala de complejidad o perfección creciente [17]. Así pues, lo que más me interesa subrayar aquí es que esa teoría tampoco era, hablando rigurosamente, una teoría de la adaptación; y no lo era porque nunca, en ninguna parte, Lamarck presenta las modificaciones producidas por las circunstancias, o por las reacciones de los organismos frente a esas circunstancias, como útiles o ventajosas para sus portadores o como respuesta a algún problema particular planteado por el ambiente.

Decir que "Lamarck pretende que la respuesta al medio es *siempre* favorable" (Tetry, 1981, p. 146), o que desde su perspectiva "todas las variaciones que acontecen son útiles" (Jacob, 1973, p. 167), es un error muy común y persistente, pero no deja de ser un error. Lo que está en la base de ese equívoco es la propensión a leer a Lamarck como Darwin lo hizo (Limoges, 1976, p. 49), es decir, como si fuese "un autor que trata el problema de la adaptación para darle una solución insatisfactoria" (Limoges, 1976, p. 48). Darwin nos lleva, en efecto, a leer Lamarck como si éste fuese su precursor, y esto vale incluso para aquellos autores usualmente denominados *neolamarckianos*. Las llamadas *teorías neolamarckia-*

nas siempre fueron deudoras del darwinismo. Ellas asumían la problemática de la adaptación tal y como Darwin la había formulado, y se remitían a los escritos de Lamarck buscando una solución alternativa para aquella. Sólo es necesario fracasar en la tentativa de encontrar en Lamarck cualquier referencia clara e inequívoca a la utilidad o la conveniencia de las modificaciones producidas por las circunstancias, para percibir que lo que ahí está en juego es un problema distinto del darwiniano.

Para Lamarck, las modificaciones que los organismos sufrían en virtud de sus condiciones de vida no tenían por qué redundar en alguna ventaja para sus portadores, y es por eso que la posible utilidad de esas modificaciones no era nunca considerada en sus análisis y explicaciones. Lejos de ser pensadas como recursos para enfrentar las circunstancias, esas modificaciones eran consideradas como marcas, o *deformaciones*, producidas por las condiciones en las que se desarrollaban las diferentes formas de vida. Así como los ojos de un topo no se atrofian *para* dejar de ver, sino *por* dejar de hacerlo, el pescuezo de la jirafa no se estiraba *porque* eso permitiese alcanzar las ramas más altas de los árboles sino *por* el movimiento reiterado y continuo que ese animal realiza en su rutina de alimentación. El movimiento, o su ausencia, simplemente causa una modificación pero nada indica, *a priori*, que esa modificación tenga que ser necesariamente útil o ventajosa (Cf. Lamarck, 1994[1809], pp. 232-3) Esto lo podemos constatar con mayor claridad en la explicación que Lamarck da del tamaño y la forma que llegan a tener los grandes cuadrúpedos herbívoros.

Estos animales, nos dice, además de poseer el "hábito de consumir, todo los días, grandes volúmenes de materia alimentaria que distienden los órganos que las reciben", poseen también el hábito "de no hacer más que movimientos mediocres" y de eso "resultó que los cuerpos de estos animales se hayan engrosado considerablemente, hayan devenido pesados y macizos, y hayan adquirido un volumen muy grande como se lo ve en elefantes, rinocerontes, vacas, búfalos y caballos"(Lamarck, 1994[1809], p. 229). En cambio, observa Lamarck, en las tierras donde la presencia de predadores obliga reiteradamente a correr, esos efectos no se han notado; el ejercicio les dio a gacelas y antílopes un cuerpo más esbelto. Sin embargo, esta esbeltez y ligereza no es una *adaptación para* la carrera, es un resultado o un *efecto de* la carrera.

Ella no está allí *porque* haya beneficiado los comportamientos de fuga, y algo semejante a lo que hemos dicho sobre la *evolución* de los herbívoros podríamos decir sobre la *evolución* del perezoso.

Lamarck (1994[1809], p. 234) la presenta, no como una progresiva adaptación a un modo de vida, sino como un simple resultado de ese modo de vida. Lamarck no piensa darwinianamente; no busca una utilidad particular para las características del perezoso. Éstas no son vistas como configurando una estrategia de supervivencia, sino como la simple consecuencia de las condiciones de vida a las que este animal ha estado confinado. Lo que vale para el perezoso valdría también para cualquier tipo de animal cuyas condiciones de vida cambien, por ejemplo, de tener alimento en abundancia como un caballo europeo mantenido en un establo, pase a tener que depender de los escasos, magros y secos arbustos de la Patagonia. Ese cambio generaría una raza de caballos menores. Esto sería un efecto directo y transmisible a la descendencia de la falta de nutrientes y no una adaptación *darwiniana* a esas condiciones. Sólo después de Darwin nuestro caballo criollo podrá ser visto como algo distinto de un caballo europeo *degenerado* por las difíciles circunstancias que le habrían tocado en suerte.

A este respecto, Lamarck está definitivamente más cerca de la temática buffoniana de la *degeneración* que de la temática darwiniana de la *adaptación*, y hasta puede decirse que su teoría sobre la influencia de las circunstancias en los perfiles orgánicos no es otra cosa que una generalización y una radicalización de ese tímido, e inmediatamente desechado, atisbo de *transformismo* que Buffon (1868[1753]) insinuó en su escrito "El asno", pero nunca llegó a desarrollar y a sostener (Cf. Caponi, 2010a, p. 67 y ss.). Para Lamarck, como para Buffon, las circunstancias deforman, degeneran o desvían, en mayor o menor grado, el *normal* desarrollo de las formas, pero no por eso las optimizan o las adecuan al cumplimiento de una función. La diferencia es importante, y no verla podría llevarnos a confundir el raquitismo como una *adaptación fisiológica* a la escasez de alimentos.

Para tener un indicio claro de la poca confianza que Lamarck tenía en el poder *conformador*, y no meramente *deformador*, de las circunstancias, es necesario remitirse a su *Histoire Naturelle des Animaux Sans Vertèbres*. Ahí, a la hora de explicar cómo la boca de

los insectos *superiores* pudo hacerse más compleja, dejando de ser un aparato meramente succionador para devenir un aparato masticador provisto de un número de partes mayor y más complejamente *articuladas*, Lamarck (1816, p. 303 y p. 311), en lugar de apelar a las influencia de las circunstancias, atribuye esos incrementos de la complejidad morfológica a la instauración gradual de un *plan de organización* dispuesto por la propia *naturaleza*. Eso es lo que Lamarck siempre hace cuando tiene que explicar cualquier incremento significativo en la complejidad morfológica de una estructura. Con todo, para entender el significado de esta tesis, y no creer ingenuamente que con la palabra *naturaleza* se esté aludiendo ahí a la intervención de un *medio ambiente* que, *à la* Darwin, moldearía los seres vivos, es menester recordar que cuando Lamarck usa la palabra *naturaleza* es para referirse a esa potencia productora y organizadora, el poder de la vida, que nunca puede confundirse con las *circunstancias*.

Éstas, por el contrario, son precisamente las fuerzas o factores que se oponen al accionar de la naturaleza, obstaculizándolo o desviándolo (Cf. Lamarck, 1820, pp. 141-2). Las *circunstancias*, es cierto, pueden propiciar diversas modificaciones morfológicas, agrandando o atrofiando, retorciendo o enderezando, los apéndices maxilares de las diferentes especies de insectos (Lamarck, 1816, p. 300). Pero el propio surgimiento y la efectiva diferenciación de esas estructuras, por convenientes o necesarias que nos puedan parecer para la subsistencia de los insectos, no depende para Lamarck de lo que estos animales hagan o dejen de hacer, sino que son cambios que obedecen a un *plan de organización* impulsado y propiciado por el *poder de la vida* (Cf. Andrade, 2009, p. 120). Esa fuerza que produce y establece en los seres vivos, sucesiva y gradualmente, "los diferentes sistemas de órganos particulares" (Lamarck, 1820, p. 141). Las circunstancias y los hábitos que las circunstancias pueden promover no tendrían nunca ese poder creador, ni podrían producir tampoco ningún incremento real de complejidad como el verificado en el pasaje de los insectos succionadores a los masticadores [18]. Las circunstancias lamarckianas moldean a los seres vivos como el agua a la greda, y no como el cincel de un escultor al mármol.

El mejor ejemplo para ver cómo la referencia a cualquier ventaja eventual de las modificaciones orgánicas producidas por las

circunstancias está ausente en el razonamiento de Lamarck, lo encontramos en su explicación de la formación de los cuernos de los rumiantes. Estos animales, nos dice Lamarck (1994[1809], p. 230), "no pudiendo emplear sus pies más que para sostenerlos, y teniendo poca fuerza en sus mandíbulas, las cuales se ejercitan exclusivamente en cortar y masticar la hierba, sólo pueden batirse a golpes de cabeza, dirigiendo uno contra otro el *vértice* de esa parte", y como sus accesos de cólera, sobre todo entre los machos, son frecuentes, "su sentimiento interior, por la mediación de esos esfuerzos, dirige más fuertemente los fluidos hacia esa parte de la cabeza" formándose allí "una secreción, de materia córnea en algunos casos y de materia ósea mezclada de materia córnea en otros, que da lugar a protuberancias sólidas; de ahí el origen de los cuernos y las astas con los que la mayor parte de estos animales tienen la cabeza armada" (Lamarck, 1994[1809], p. 231).

Lamarck, hay que reconocerlo, parece ir demasiado lejos y forzar hasta lo insostenible las ideas entonces usuales respecto a cómo los comportamientos repetidos pueden modificar los perfiles de un organismo. Por eso mismo, este ejemplo sirve para mostrarnos cómo, sin ceder en ningún momento a la *tentación* de pensar que esas protuberancias estén ahí porque sean útiles para algo, Lamarck persevera en un arduo *tour de force* fisiológico e intenta explicar esa peculiaridad con base en la circulación y la acumulación de los fluidos orgánicos. Sin considerar o siquiera mencionar las eventuales ventajas que, *a posteriori* de su aparición, esas protuberancias podrían acarrear, Lamarck se limita a considerarlas como el efecto residual de un movimiento habitual y constante que desvía el curso *normal* de los fluidos orgánicos. Es más, en este caso se hace particularmente patente que, para Lamarck, el comportamiento sólo cuenta en tanto que factor capaz de desencadenar o producir fenómenos fisiológicos, y es desde esa perspectiva *fisiológica* que a él le interesan esas peculiaridades morfológicas. Lo que Lamarck quiere saber es *cómo* se producen y no *por qué* es que están allí.

Ante una estructura particular como el pescuezo de la jirafa o los cuernos de un toro, la pregunta lamarckiana no es *¿qué ventaja o beneficio ella trae?*, sino, *¿qué mecanismo fisiológico la genera?* La biología de la *Filosofía Zoológica* es una ciencia de *causas próximas* que actúan en y sobre el organismo individual y, visto así, pode-

mos decir que Lamarck no era ni más ni menos que un fisiólogo interesado en establecer, como dijo alguna vez Felix Le Dantec (1915, p. 8), "las leyes más generales que rigen las relaciones del funcionamiento con la construcción de las formas, de la fisiología con la morfología". Sin Lamarck, pensaba Le Dantec, la fisiología estudia el funcionamiento presuponiendo una morfología dada; con Lamarck, en cambio, la propia morfología podría explicarse a partir de la fisiología. Cabe señalar que Le Dantec elogia aquí a Lamarck para denostar a Claude Bernard.

Si la *tristemente célebre* digresión de Lamarck sobre el pescuezo de la jirafa es la carta más alta de la lectura adaptacionista de la *Filosofía Zoológica*, el *principio de las condiciones de existencia* constituye, sin ninguna duda, uno de los puntos más fuertes de la lectura adaptacionista de Cuvier (Cf. Caponi, 2008a, p. 59 y ss.), otro reputado candidato a representante de ese supuesto *adaptacionismo predarwiniano* (Cf. Caponi, 2008a, p. 41, n. 2) al que han aludido autores como Gould, Ruse y Amundson. El caso de Cuvier, cuya obra continuaba siendo el *patrón de normalidad* de la historia natural de mediados del siglo XIX, es particularmente relevante porque, como veremos en el próximo capítulo, sus tesis fueron el *contrapunto privilegiado* de las tesis darwinianas. Las tesis de Cuvier, en cierto sentido, delineaban la primera *gran dificultad* que Darwin debía superar para alcanzar su objetivo *explanatorio central*, y esas dificultades estaban cifradas, condensadas, en ese *principio de las condiciones de existencia* que Cuvier (1817a) había formulado en *El reino animal*.

CUVIER: *FUNCIONALISMO* NO ES *ADAPTACIONISMO* [19]

Según reza el *principio de las condiciones de existencia*: "Como nada puede existir si no reúne las condiciones que tornan su existencia posible, las diferentes partes de cada ser deben estar coordinadas de manera tal que posibiliten el ser total, no solamente en sí mismo, sino también con relación a aquellos seres que lo circundan" (Cuvier, 1817a, p. 6). A pesar de esa alusión al entorno de los organismos que ahí encontramos, lo cierto es que el ambiente no tenía un papel relevante en el programa cuvieriano (Cf. Russell, 1916, p. 34). En contra de lo que el propio Darwin (1859, p. 206) sugirió, Cuvier no era tributario de una perspectiva *adaptacionista*

o utilitarista (Caponi, 2008a, p. 59). Las funciones orgánicas que su anatomía comparada buscaba establecer nada tenían que ver con los artilugios (*contrivances*) adaptativos destacados por la teoría de la selección natural (Cf. Caponi, 2008a, p. 32).

Por *condiciones de existencia* Cuvier entendía algo que no es lo que hoy nosotros, siguiendo a Darwin, entendemos por esa expresión [20] (Russell, 1916, p. 34; Caponi, 2008a, p. 41). Atento al hecho de que todas las partes de un *cuerpo organizado* ejercen "una acción recíproca las unas sobre las otras y concurren a un fin común que es la manutención de la vida", Cuvier consideraba que "la verdadera condición de existencia de un ser vivo, y parte de su definición esencial, es que sus partes trabajen juntas para el bien del todo" (Russell, 1916, p. 34). Por eso sus indagaciones se centraban, casi exclusivamente, "sobre las adaptaciones de la función y el órgano dentro de la criatura viviente"(Russell, 1916, p. 34).

Los estudios de Cuvier, es cierto, incluían algunas referencias generales al hábitat de los organismos del tipo "pájaros en el aire, peces en el mar" (Grene, 2001, p. 188). Sin embargo, como Marjorie Grene (2001, p. 188) subraya, lo que a él "primero y por sobre todas las cosas le importaba era la integrada y armoniosa coordinación de todas las partes operando para producir una totalidad funcional". Sin desentenderse de la preocupación, es por eso que hoy, darwinianamente, llamamos de *adaptación*, pues Cuvier pensaba que para que un organismo pudiese responder a las exigencias de su ambiente, debía ser antes una estructura organizacionalmente posible. Desde esa perspectiva, las estructuras anatómicas que definen el modo por el cual un animal se vincula a su entorno y a sus fuentes de alimento, eran consideradas como un mero corolario de su organización interna.

Para que su existencia fuese posible, razonaba pertinentemente Cuvier, un ser vivo debe poseer órganos funcionalmente coherentes, mutuamente *coadaptados*, en correspondencia los unos con los otros y, a su vez, el sistema por ellos conformado debe estar en correspondencia con el entorno de dicho ser. Para Cuvier, un organismo es un sistema cuya armonía o coherencia interna, su verdadera *condición de existencia*, solamente puede ser cabalmente percibida y comprendida considerando su inserción en el entorno. Después de todo, consideraciones generales sobre cómo un ser vivo respira y sobre la naturaleza de lo que come son impres-

cindibles para cualquier análisis de su organización (Cf. Caponi, 2008a, p. 42).

Un estómago de carnívoro, como decía Cuvier (1805, p. 55) en sus *Lecciones de anatomía comparada*, requiere una dentadura y unas garras acordes con esa dieta, y una fisiología de pez, por supuesto, sólo es viable en un entorno acuático. Tampoco se precisa ir mucho más lejos en esas correlaciones entre organización y entorno. En general, hasta donde las cosas le interesan a un fisiólogo, para entender el funcionamiento de los aparatos digestivo y respiratorio de un organismo cualquiera, basta correlacionar esos sistemas de órganos con "la naturaleza de las moléculas" que debe asimilar "sea por la respiración, sea por la alimentación" (Foucault, 1994[1970], p. 34).

Más allá de la significación que realmente debamos otorgarle al *principio de las condiciones de existencia*, existe todavía otro aspecto del programa de Cuvier que parece apuntar en la dirección de una preocupación por el modo y las condiciones de vida de los organismos, que podría considerarse próxima a las preocupaciones adaptacionistas que después serían propiciadas por el darwinismo. Aludo, concretamente, a la confianza que Cuvier tenía en la posibilidad de poder reconstruir el modo de vida de un animal extinto a partir de un conocimiento acabado de su anatomía y de su fisiología (Cf. Cuvier, 1992[1812], p. 98 y ss.). El conocimiento de la anatomía y de la fisiología del ser extinto, confiaba Cuvier, nos conduciría al conocimiento de su modo de vida, y la estricta correlación entre modo de vida y estructura anatómica sobre cuya suposición se apoya esa confianza, podría inclinarnos a pensar que Cuvier propugnaba, al final de cuentas, una visión próxima al adaptacionismo que más tarde Darwin sería llevado a sostener (Cf. Caponi, 2008a, p. 60).

Existe, con todo, una diferencia fundamental en el modo en que ambos naturalistas veían esa correlación entre estructura y modo de vida. En la perspectiva darwiniana, la estructura anatómica es la *ratio cognoscendi* del modo de vida, pero este último es siempre la *ratio essendi* de aquella. Para Cuvier, en cambio, la estructura anatómica es, al mismo tiempo, *ratio essendi* y *ratio cognoscendi* del modo de vida. La *narración adaptacionista* darwiniana va de los efectos a las causas; la reconstrucción cuvieriana pretendía ir siempre de las causas a los efectos. Para Cuvier, como

dije más arriba, el modo de vida de un animal, su forma de insertarse en el entorno, no era algo independiente de su organización interna; por el contrario, esa inserción era consecuencia, y no causa, de dicha organización (Cf. Caponi, 2008a, p. 62).

No es como respuesta a un desafío del ambiente que un predador deviene un animal rápido y astuto, sino que es su propia fisiología de carnívoro la que le impone esas características (Cuvier, 1992[1812], p. 98). Por eso, gran parte de lo que hoy llamaríamos *estrategias* o *estructuras adaptativas* eran, para Cuvier (1805, p. 57), la resultante necesaria de ciertas *leyes de coexistencia* que rigen la fisiología de los organismos y no una simple respuesta a las exigencias del ambiente (Cf. Caponi, 2008a, p. 60 y ss.). "Una condición de la existencia de todo animal", había dicho Cuvier (1805, p. 51) en sus *Lecciones de anatomía comparada*, "es que sus necesidades sean proporcionales a las facultades que él tiene para satisfacerlas", pero esa proporcionalidad es un requisito de coherencia interna: en un mundo de conejos lerdos y tontos, los zorros genuinamente *cuvierianos* no dejarían de ser rápidos y astutos[21].

Para Cuvier, hubiese podido decir Florentino Ameghino (1915 [1884], p. 145), los *caracteres de organización* eran siempre más importantes, más determinantes, que los caracteres de *adaptación*. Así pues, para entender este aspecto del programa de Cuvier, es menester considerar que, desde su perspectiva, pensar al organismo como un sistema donde cada parte remite a otra, no significa que todas las partes posean la misma importancia. Las características de un organismo no están simplemente correlacionadas: unas son preminentes sobre las otras y, en ese sentido, las determinan (Cuvier, 1798, p. 20). Para este autor los rasgos que definían las características fisiológicas más generales de un organismo eran dominadores sobre aquellos que definían el modo por el cual un organismo se insertaba en la economía natural (Cuvier, 1817a, p. 69).

Además, es precisamente esa *preminencia de las coerciones organizacionales* la que explica el hecho de que Cuvier haya confiado en la posibilidad y en la legitimidad de reconstrucciones paleontológicas que no se apoyaban en ningún putativo conocimiento del ambiente en los cuales los seres en estudio habrían vivido. Cuvier carecía, en efecto, de cualquier cosa remotamente semejante a una *paleoecología* y no pretendía, ni quería, llenar ese vacío con conjeturas y especulaciones. El afamado *reconstructor de mun-*

dos desaparecidos era a este respecto bastante parco; aun así, creía que sus reconstrucciones de fósiles eran viables y justificables a partir de las complejas leyes que regían la correlación y la subordinación de las partes. Como lo decía Littré (1997[1834], p. 152): "todo está en la organización de los seres animados; una parte determina una otra parte; una función determina otra función" (Cf. Caponi, 2008a, pp. 64-5).

Función no significa aquí otra cosa que *función fisiológica*, por eso que una función puede conducir al conocimiento de otra sin que eso exija un conocimiento del ambiente. Para Cuvier, la función de un órgano no es lo que Bock y Wahlert (1998) llamarían su *papel biológico* (*biological role*). La función de un órgano era para Cuvier el papel causal que ese órgano jugaba en el funcionamiento de la *máquina animal* [22]; y era a esa misma noción fisiológica de *función*, y no a algo parecido a la idea darwiniana de *adaptación*, que Cuvier (1805 p. vi) aludía cuando decía que la anatomía comparada nos *permitía conocer la función de un órgano y de cada una de sus partes*. Hay en Cuvier un marcado *funcionalismo organicista* que, a diferencia de Bowler (1998, p. 192), Amundson (2001, p. 307) y Gould (2003, p. 16), no debemos confundir con una perspectiva *adaptacionista* o utilitarista.

Es cierto que la aproximación entre las expresiones 'uso [*usage*] de un órgano' y 'función [*fonction*] de un órgano' que encontramos en la carta a Mertrud puede darnos la impresión de que Cuvier (1805, p. vi) esté aludiendo a alguna cosa semejante a aquello que Bock y Wahlert (1998, p. 131) describen como el *papel biológico* de una estructura. Pero el hecho de que en esas mismas páginas sólo se aluda a la comparación entre estructuras anatómicas como el único "método de razonar en fisiología" (Cuvier, 1805, p. vi), y no se diga nada del análisis de las condiciones de vida del organismo, nos indica que esas nociones de *usage* y *fonction* se utilizan en el mismo sentido en que luego podría usarlas el propio Claude Bernard. La noción de *papel biológico*, mientras tanto, tiene que ver con la acción o el uso de un rasgo orgánico en el curso de la historia de vida de su portador (Bock y Wahlert, 1998, p. 130), y entonces su conocimiento exige algo que no puede hacerse en el gabinete del anatomista. "La observación del organismo viviendo naturalmente en su ambiente", nos dicen

Bock y Wahlert (1998, p. 131), "es esencial a la descripción de un papel biológico" (Cf. Caponi, 2008a, p. 33).

Como ejemplo de lo que estamos diciendo, podemos citar el tratamiento que en su *Mémoire sur les Céphalopodes* Cuvier le da a la tinta que pulpos, calamares y jibias expelen, según el mismo dice, "ante la menor apariencia de peligro". Esa característica es ahí apuntada como una *particularité remarquable* de ese grupo de organismos (Cuvier, 1817b, p. 4), aunque la referencia que se hace a ese posible *papel biológico* es superficial, lateral. Cuvier (1817b, p. 1) alude a la cuestión en un primer parágrafo donde se enumeran algunas rarezas y singularidades de estos animales, y nos dice que la expulsión de tinta constituye su "principal medio de defensa". Luego, al retomar brevemente la cuestión, acepta la posibilidad de que esa tinta les sirva también a los cefalópodos para esconderse no solamente de sus posibles agresores sino también de sus eventuales presas. Pero determinar hasta qué punto y en qué casos eso es efectivamente así, no parece importarle mucho al autor.

Incluso cuando cita las observaciones de Aristóteles (*H.A.*621b) sobre los cefalópodos, Cuvier ni siquiera menciona el hecho de que aquel haya considerado que solamente la jibia usa su tinta para esconderse. La expulsión de tinta por parte del pulpo y el calamar, según leemos en la *Historia de los animales*, sería un efecto del miedo y no un recurso protector; y Aristóteles no se apoya para decir esto en ninguna especulación *psicológica*, sino en un análisis del modo en que la jibia se comportaría una vez que la tinta salió de su cuerpo. Este animal, a diferencia del pulpo y del calamar, según Aristóteles, retornaría hacia la mancha de tinta aprovechándola como escondite, y claro que no se trata aquí de saber quién tenía razón, sino de percibir cómo la perspectiva de Cuvier es indiferente a un tema que, de hecho, daría mucho para discutir.

Es significativo, entonces, que el joven naturalista supernumerario del *HMS Beagle* se haya mostrado un poco más atento a este tipo de cuestiones que Cuvier[23]. En el primer capítulo de su *Voyage of the Beagle*, Darwin (1902[1845], p. 18) dice haber dedicado largas horas de su estancia en Cabo Verde al estudio del comportamiento de los pulpos. Su conclusión es que, por lo menos esos pulpos, expulsan su tinta siempre que realizan traslaciones rápidas. Como

vemos, su interpretación de ese comportamiento es diferente de la de Aristóteles y sería oficio de un naturalista, en el sentido que hoy damos al término, el determinar quién de los dos tiene razón, si ambos están equivocados o si los pulpos del Egeo se comportan de un modo diferente a los de la Isla de Santiago.

Estos asuntos no parecían importarle demasiado a Cuvier. Para él, sin duda, tanto la naturaleza y la composición del líquido segregado (Cuvier, 1817b, pp. 4-5), como la individualización y la descripción del órgano que lo produce y lo contiene (Cuvier, 1817b, p. 31) eran cuestiones mucho más importantes. Asuntos todos que, por otra parte, se pueden estudiar en París, lejos de la playa, sobre el frío mármol de la mesa de disección. Esto es comprensible. Lo que para Cuvier (1817b, p. 42) está en juego es la caracterización de la organización de los cefalópodos y no sus *condiciones de vida*; la *función* [fisiológica] de sus partes y no su *papel biológico* [o ecológico]. Es en ese contexto donde se puede apuntar que existen diferencias anatómicas entre las distintas especies de pulpo sin intentar vincular esas diferencias con el modo de vida de estos animales y, sobre todo, sin intentar vincularlas con los otros seres vivos que los rodean (Cuvier, 1817b, p. 7).

De este modo, al seguir ese interés fundamentalmente fisiológico, se deja de lado precisamente el tópico que Darwin iría a transformar en un asunto crucial: el de los múltiples detalles, generalmente contingentes desde una perspectiva fisiológica, que nos revelan las complejas tramas de relaciones ecológicas que los seres vivos guardan entre sí (Cf. Guillo, 2003, p. 229). A este respecto, es significativo que a la hora de explicar variaciones estructurales secundarias y de poca relevancia organizacional, Cuvier (1798, pp. 10-1), aproximándose a Buffon, haya preferido apelar antes a factores *causales inmediatos* que a la posible utilidad de esas variaciones.

Así, en el *Discours Préliminaire* a las *Recherches sur les Ossements Fossiles de Quadrupèdes*, la variación intraespecífica es explicada como el efecto de factores ambientales como la temperatura, la luminosidad y la composición y cantidad de las sustancias que componen la dieta del organismo; factores éstos que actuarían directamente sobre los procesos fisiológicos que ocurren en el organismo individual. Son entonces "los caracteres más superficiales", aquellos que más variarían en virtud de la intensidad de tales

agentes: "el color", decía Cuvier (1992[1812], p. 113), "debe mucho a la luz, el espesor del pelo al calor", y "el tamaño a la abundancia del alimento".

Según esta tesis de Cuvier (1992[1812], p. 114), "los elefantes serán mayores en tal o cual selva" en virtud de la disponibilidad de alimentos y "tendrán los colmillos un poco más largos en los lugares donde el alimento sea más favorable a la formación de la materia del marfil". La hipótesis de que ese tamaño pueda variar en virtud de su capacidad para operar como medio de defensa, o de lucha contra depredadores o congéneres, no es siquiera mencionada, está fuera de cuestión; y lo que se dice del tamaño de los colmillos de los elefantes vale para el tamaño de los cuernos de renos y ciervos. Éstos, tal como Buffon lo hubiese podido decir, variarán en virtud de los elementos que integran la dieta de estos animales y no en virtud de los desafíos impuestos por el ambiente (Cuvier, 1992[1812], p. 114). Es de suponer, incluso, que esas coloraciones que Henry Bates y Fritz Müller nos enseñarían a considerar, *darwiniamente*, como ejemplos de mimetismo, serían explicadas por Cuvier como una consecuencia de la dieta, o por el efecto directo de la luz sobre el cuerpo de los organismos implicados.

De esta forma, donde siguiendo a Darwin aprenderíamos a ver *recursos adaptativos* o *papeles biológicos*, Cuvier, a la manera de Buffon, simplemente veía o bien el efecto inmediato de la calidad y la cantidad de las moléculas que el organismo asimilaba por respiración y por alimentación, o bien la incidencia directa de un factor físico como la luz o la temperatura. Dicho de otro modo, donde Darwin vendría a denunciar las marcas que la lucha por la existencia deja en las estructuras biológicas, Cuvier (1798, p. 10), al igual que Buffon, sólo veía las marcas que los diferentes agentes físicos dejaban en los perfiles de los organismos. Esa era por cierto la posición o la perspectiva prevaleciente entre los naturalistas de la primera mitad del siglo XIX.

En general, salvo observaciones aisladas que pueden ser encontradas en los trabajos de algunos naturalistas viajeros [24], en lo atinente a la cuestión planteada por la correlación existente entre los perfiles orgánicos y las condiciones ambientales en las que se desarrolla la vida de los diferentes seres vivos, la historia natural que precede inmediatamente a la revolución darwiniana no iba

nunca mucho más allá de esa tematización de los efectos sobre el organismo de factores como el clima y la dieta que ya encontramos en Buffon (Cf. Flourens, 1861, p. 41-3). Tal el caso, incluso, de Isidore Geoffroy Saint-Hilaire.

CLIMA Y ENTORNO BIOLÓGICO

En efecto, según las teorías sobre la *aclimatación*, ya mencionadas aquí cuando discutíamos las tesis de Buffon, y que fueron defendidas por Isidoro Geoffroy Saint-Hilaire así como por otros naturalistas *menores* como Joly (1869) y Roulin (1835), las diferentes especies o razas pueden acomodarse y prosperar en distintas regiones del globo, o pueden soportar cambios climáticos de gran escala, en la medida en que son capaces de modificarse en virtud de alteraciones hereditariamente acumulables que los propios factores climáticos desencadenan en los organismos individuales (Geoffroy Saint-Hilaire, 1861, p. 142 y ss.). Es decir, los organismos individuales responden a los cambios climáticos mediante alteraciones fisiológicas que les permiten habituarse a las nuevas condiciones de vida, y esos cambios se van acumulando hereditariamente, modificando así, siempre dentro de ciertos límites [26], los perfiles de la raza o de la especie sometida a nuevas condiciones. No existía en esas teorías *aclimatacionistas* ninguna referencia a los desafíos que los seres vivos pueden plantearse los unos a los otros, ni tampoco existía ahí ninguna referencia a las particularidades morfológicas que pueden servir como respuestas a esos desafíos.

Los cambios climáticos considerados por Isidore Geoffroy Saint-Hilaire (1861, p. 146) no eran otra cosa que el "conjunto de las variaciones atmosféricas que afectan nuestros órganos de una manera sensible"; lo que incluía variables como "la temperatura, la humedad, los cambios en la presión barométrica, la calma de la atmósfera, los vientos, la pureza del aire, o la presencia de miasmas más o menos deletéreas, y, en fin, el grado habitual de transparencia y serenidad del cielo". Nada ahí remitía a factores específicamente biológicos que pudiesen propiciar y exigir cambios morfológicos o etológicos en las diferentes especies. Es justo contra ese tipo de limitaciones, presentes también en las perspectivas de Cuvier y Buffon, que Darwin (1859, p. 3) se manifiesta cuando dice que al considerar a las "condiciones externas, tales

como clima, comida, etc., como si fuesen las únicas causas de variación", los naturalistas no conseguían explicar cosas tales como "la estructura del pájaro carpintero, con sus pies, cola y lengua tan admirablemente adaptadas a capturar insectos bajo la corteza de los árboles".

Es de notarse, por otro lado, que con respecto a la relación entre el ambiente y las modificaciones o peculiaridades morfológicas de los seres vivos, la diferencia entre el punto de vista de Darwin y el punto de vista defendido tanto por Isidore Geoffroy de Saint-Hilaire como por Buffon y Cuvier, pasaba por el mismo meridiano epistemológico por el que también pasaba la diferencia de Darwin con aquellos otros naturalistas que, siguiendo en eso también a Buffon (1761, p. 2), tendían a explicar la distribución geográfica de los seres vivos básicamente en virtud de factores climáticos o, más en general, atmosféricos [27]. Tal el caso de Pierre Flourens (1861, p. 219) y, paradigmáticamente, de Alexander Von Humboldt [28]. Mientras éste asociaba la distribución geográfica de los seres vivos con bandas isotérmicas e isobáricas (Humboldt, 1977[1845], p. 72 [29]), Darwin (1859, p. 140) sostenía "que las especies en estado de naturaleza están estrictamente limitadas a sus áreas por la competencia de otros seres orgánicos, tanto más que por la adaptación a sus climas particulares".

Humboldt sabía, es verdad, que las plantas de la zona fría de un continente podían no ser las mismas de la zona fría de otro continente. Aun así, intentó correlacionar la distribución geográfica de esas plantas con bandas isotérmicas e isobáricas que variaban conforme la latitud y altitud de las diferentes regiones (Humboldt, 1977[1845], p. 72). Desde su punto de vista, nos dice Peter Bowler (1998, p. 198):

> Había una equivalencia entre las fajas de vegetación encontradas a diferentes alturas al ascender una montaña y las zonas geográficas que circundan la tierra. Las plantas de las grandes alturas eran equivalentes de la flora del ártico, ambas adaptadas a condiciones de frío. Las zonas de vegetación en torno de la tierra estaban determinadas por la temperatura y la precipitación pluvial, y dentro de cada zona todas las plantas se habían adaptado a las condiciones de manera similar.

Por supuesto, las especies "no eran las mismas: continentes diferentes estaban habitados por especies diferentes adaptadas a los mismos conjuntos de condiciones" y por eso "la existencia de provincias geográficas distintas no podía ser explicada en función del clima" (Bowler, 1998, p. 198). Sin ser idénticas, esas especies podían ser descritas como "análogas de aspecto y de fisonomía" (Humboldt, 1977[1845], p. 44), y esa semejanza sí era explicable por el factor climático. Del mismo modo en que para Buffon (1761, pp. 102-3) o Isidore Geoffroy Saint-Hilaire (1832, pp. 569-70), condiciones climáticas similares, actuando sobre especies semejantes, podían redundar en alteraciones morfológicas análogas, para Humboldt, la similitud climática entre dos regiones podía permitir explicar la semejanza de conformación, aunque no la identidad, de las especies que en ella habitaban. Su foco de análisis, cabe señalar, no estaba tanto en la distribución de especies particulares, sino en la distribución de *asociaciones vegetales*: formas de agrupamiento entre diferentes tipos de especies. Como lo explican Papavero, Teixeira y Llorente-Bousquets (1997, p. 183):

> Como Tournefort en el Ararat, Humboldt demostró que en el Chimborazo había una sucesión altitudinal de floras; pero, lo más importante fue que también mostró que esa sucesión altitudinal era muy semejante o análoga a la sucesión latitudinal que se observaba en la superficie de la tierra. Cada zona de vegetación en las laderas del Chimborazo poseía una 'fisonomía propia'; y cada una de ellas podía ser comparada a una zona latitudinal existente en la superficie del globo. Humboldt llegó a distinguir quince conjuntos diferentes de asociaciones vegetales en la superficie de terrestre: tundras, florestas de coníferas, praderas etc. Cada uno de esos conjuntos se caracterizaba por la diferente proporción de las principales clases u órdenes de vegetales y por una correspondencia notable con ciertas características ambientales. La correlación entre formación vegetal y ambiente era tan íntima y tan característica que, por el estudio de especies particulares, o por la diferente proporción de sus constituyentes, se podía, a partir de una determinada formación vegetal, hacer inferencias sobre las características físicas del ambiente. El mundo podía ser, por lo tanto, mapeado en formaciones vegetales y éstas relacionadas a características tales como presión atmosférica, temperatura, humedad etc. Para posibilitar a delimitación precisa de esas características físicas que delimitaban las formaciones vegetales en el espacio, Humboldt inventó las 'isobaras', líneas que unen puntos

> con la misma presión atmosférica, las 'isotermas', que unen puntos con la misma temperatura y así por delante. Por el trazado y comparación de varias de esas líneas isométricas era posible determinar cuáles eran los factores ambientales que delimitaban las diferentes formaciones vegetales [30].

Es verdad que la temperatura no era ciertamente el único factor considerado por Humboldt. Para este autor, otros factores físicos tales como la presión atmosférica, la humedad y la tensión eléctrica también incidían en la distribución de los vegetales (Cf. Humboldt, 1805, p. 14), aunque sin duda la temperatura jugaba ahí un papel central. En su opinión, "a pesar de la influencia que la presión del aire y la extinción más o menos grande de la luz ejercen sobre las funciones vitales de las plantas, es con todo el calor desigualmente distribuido entre las distintas partes del año, lo que ha de considerarse como el estímulo más poderoso de la vegetación" (Humboldt, 1991a[1802], p. 346). Por otro lado, si bien es cierto que esa asociación entre el clima y la distribución geográfica de los seres vivos se refería fundamentalmente a las plantas (Cf. Humboldt, 1805), tampoco deja de ser verdad que, aunque con algunas dudas o restricciones, Humboldt también pretendía extender esa correlación a los animales.

Éstos, según leemos en su *Ensayo sobre la historia natural del cóndor*, también "siguen, aunque ciertamente menos que las plantas, esa identidad de formas en sitios que están alejados los unos de los otros, pero que gozan de un clima análogo". Esta suposición hace que Humboldt (1811, p. 38) llegue a plantearse la siguiente pregunta: "¿Si, en el medio de las inmensas planicies del valle del Amazonas, una montaña aislada se elevase hasta las regiones heladas, esa montaña estaría habitada por cóndores, guanacos o vicuñas?". Prudente, deja la cuestión sin responder. Es evidente que la misma sólo fue planteada para sugerir la plausibilidad de que esa correlación entre clima y fauna efectivamente se cumpla, por lo menos con cierta aproximación.

Es menester reconocer que un observador tan agudo como Humboldt no podía dejar de percibir que, en algunas ocasiones por lo menos, las variables climáticas eran insuficientes para explicar la distribución geográfica de los seres vivos. Tal el caso de lo que ocurría con la distribución geográfica de los molestos y omnipresentes mosquitos. Ésta, según también leemos en el *Viaje*

a las regiones equinocciales del Nuevo Mundo, no parece "depender únicamente del calor del clima, del exceso de humedad o de lo cuajado de las selvas, sino de circunstancias locales difíciles de precisar"(Humboldt, 1991c[1802],p. 69). Esas circunstancias, podría decir Darwin, sólo serían difíciles de precisar porque no se le estaría dando la debida atención a los factores específicamente biológicos que estarían incidiendo en dicha distribución.

Para el naturalista inglés (1859, p. 139), en efecto, quienes consideraban "el clima y las condiciones físicas de vida como los elementos esencialmente importantes de distribución de los seres orgánicos", cometían dos errores: el primero consistía en sobrestimar "el grado de adaptación de las especies a los climas en que viven", y el segundo consistía en ignorar que

> el área ocupada por los individuos de una especie en un país cualquiera no depende de modo alguno exclusivamente del cambio gradual e insensible de las condiciones físicas, sino que depende, en gran parte, de la presencia de otras especies a costa de las cuales vive, o por las que es destruida o con las que entra en competencia (Darwin, 1859, p. 175).

Así, en contra del primer error, Darwin (1859, p. 140) citaba el ejemplo de plantas y animales que resisten con *perfecta salud* cuando son trasladados a países de climas muy diferentes a los de sus países de origen. Contra del segundo error, aludía, por ejemplo, al número prodigioso de plantas que crecían en los jardines de Inglaterra soportando perfectamente el clima local imperante, sin llegar nunca a naturalizarse por no conseguir ni competir con las plantas nativas, ni resistirse a la destrucción a la que las sometían los animales nativos (Darwin, 1859, p. 69). Tal el caso también, podría incluso haber dicho Darwin, de la distribución del ganado europeo en Sudamérica. La misma, tal como Azara (1998[1809], p. 143) lo había observado, no dependía tanto de los rigores del clima tórrido como de la capacidad "de resistir el ataque de los insectos" que puedan tener las diferentes variedades de vacas, caballos, ovejas o cabras (Darwin, 1859, p. 72 y p. 195).

No se trataba de poner en duda que los factores climáticos jugasen un papel importante en la distribución biogeográfica, sino de reconocer que se trataba de un papel indirecto, siempre mediado por relaciones específicamente biológicas (Darwin, 1859,

p. 175), y que esas relaciones condicionaban la distribución geográfica de las especies de un modo más inmediato, y más tajante, que los factores climáticos.

Me parece oportuno aclarar, sin embargo, que cuando en su capítulo sobre distribución geográfica, Darwin (1859, p. 346) dice que "ni la semejanza ni la desemejanza de los habitantes de varias regiones pueden explicarse totalmente por las condiciones climáticas u otras condiciones físicas", no está aludiendo tanto a esos factores ecológicos que aquí estamos destacando, sino que pretende referirse a otros factores, como la existencia o inexistencia de barreras naturales que puedan imposibilitar migraciones, o la vinculación genealógica que puede existir entre ciertas especies que habitan una región. Factores históricos todos estos que, dígase de paso, tampoco fueron considerados por Humboldt (Cf. Radl, 1931, p. 262).

De este modo, aun habiendo observado que en la silla de Caracas también puede encontrarse cierto vegetal, la *befaria*, que crece a doscientas leguas de distancia en las laderas de las montañas del reino de la *Nueva Granada* (Humboldt, 1991a[1802], p. 347), Humboldt (1811, p. 38) explícitamente recusa preguntarse cómo esa planta pudo llegar tan lejos porque "el primer origen de las cosas no puede ser ni un problema de historia natural, ni un objeto de investigación para un naturalista"(Cf. Humboldt, 1991a [1802], p. 348). Para él basta apuntar, en cambio, que esas dos regiones presentan un clima lo suficientemente frío como para posibilitar el crecimiento de esa planta. Reconoce este autor (1991a[1802], p. 345), no obstante, que "por más que la razón interdiga al hombre las hipótesis sobre el origen de las cosas, no dejamos de atormentarnos por esos problemas insolubles de la distribución de los seres". Fue ese mismo tormento el que llevó a Darwin a dar con una solución para esos y otros problemas putativamente insolubles, y hasta puede decirse que, en cierto sentido, las *anomalías* o *perplejidades* de la biogeografía humboldtiana son los primeros puntos de partida de la revolución darwiniana.

II.
EL ADAPTACIONISMO COMO COROLARIO DE LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL

En 1837, en el tercer volumen de su *Historia de las ciencias inductivas*, William Whewell (1837, 456-7) se refirió al antagonismo existente entre dos escuelas de fisiólogos: la de aquellos que negaban la doctrina de las causas finales y cuyos trabajos estaban pautados por la *teoría de la unidad de plan* o *unidad de composición* sostenida por Etienne Geoffroy Saint Hilaire, y la de aquellos que aceptaban esa doctrina de las causas finales y cuyos trabajos estaban pautados por el *principio de las condiciones de existencia* defendido por Georges Cuvier (Whewell, 1837, p. 472) [1]. En 1916, Edward Stuart Russell (1916, p. 78) insistió en esa misma oposición cuando en *Form and Function*, después de afirmar que "el contraste entre la actitud teleológica, con su insistencia en la prioridad de la función sobre la estructura, y la actitud morfológica, con su convicción sobre la prioridad de la estructura sobre la función, es uno de los más fundamentales en biología", dice que Geoffroy y Cuvier podían ser considerados como los representantes paradigmáticos de las dos posibles soluciones de ese dilema.

Para Darwin (1859, 206), mientras tanto, esa oposición remitía a dos principios complementarios que estaban contemplados e integrados en su propia teoría: la *unidad de tipo* explicada por filiación común y el arreglo a las *condiciones de existencia* explicado por selección natural (Cf. Andrade, 2009, p. 145; Sepúlveda, et al., 2010, p. 163). Cabe destacar, sin embargo, que este último mecanismo hacía algo más que explicar cómo las diferentes especies de seres vivos pudieron originarse a partir de una única forma an-

cestral, o de un conjunto relativamente pequeño de dichas formas, preservando o reformulando ese arreglo a las *condiciones de existencia* que ya había sido analizado por la historia natural anterior a la revolución darwiniana. Al hacer eso, la teoría de la selección natural nos llevaba a considerar los perfiles de los seres vivos desde una perspectiva inédita y ausente en la historia natural previa a 1859. Esta teoría conducía a tener que aceptar que, haciendo abstracción de las influencias directas del entorno y de los constreñimientos derivados de las correlaciones del crecimiento, esos perfiles debían responder a los más variados desafíos y oportunidades que el ambiente planteaba, o le había planteado, a los diferentes linajes de organismos.

Si no hubiese sido así, si ese modo de considerar a los seres vivos hubiese sido algo previamente reconocido, aunque quizá explicado desde otra perspectiva, entonces sólo el nuevo recurso explicativo, y no el propio hecho que ese recurso pretendía poder explicar, hubiese sido objeto de discusión. Las cosas no ocurrieron de ese modo. Darwin tuvo que argumentar en favor de esa perspectiva que surgía como una consecuencia ineludible de la teoría que defendía, y eso es una evidencia de que la puntillosa correlación entre los perfiles del viviente y las exigencias del ambiente fue una previsión, un corolario, de la teoría de la selección natural y no una simple constatación que ella permitía explicar de una forma no teológica. Esa correlación no era un *explanandum* ya dado a la simple espera de su *explanans*.

EL PROBLEMA DE DARWIN

> L'objet d'un vrai critique devrait être de découvrir quel problème l'autor (sans le savoir ou le sachant) s'est posé, et de chercher s'il l'a résolu ou non.
>
> Paul Valery, *Tel quel.*

Según muchos autores, varios de los cuales mencioné en la primera nota de la *Introducción*, Darwin habría sostenido lo que Peter Godfrey-Smith (2001, p. 336) llamó *adaptacionismo explanatorio*: la posición según la cual, "el patente diseño de los organismos, y las relaciones de adaptación entre los organismos y su ambiente", serían "las *grandes cuestiones*, los hechos verdaderamente sorpren-

dentes, en biología". Para el *adaptacionismo explanatorio* "explicar esos fenómenos es la misión intelectual central de la teoría evolucionaria", y la teoría de la selección natural sería "la clave para resolver esos problemas". Ella sería, por eso, *la gran respuesta* para el mayor de todos los problemas biológicos, y Darwin, según piensan los que le atribuyen ese *adaptacionismo explanatorio*, la habría formulado, principalmente, para cumplir con ese cometido. Creo, sin embargo, según lo anticipe desde un primer momento, que la lectura atenta de *Sobre el origen de las especies* abona otra lectura de esa cuestión.

En esa obra la mutua coadaptación de las partes orgánicas, y su adecuación a los distintos ambientes en los que los seres vivos desarrollan sus existencias, aparece como una dificultad cuya superación es necesaria para poder construir una explicación plausible de cómo las diferentes especies de seres vivos se habrían originado a partir de una, o de unas pocas, formas primitivas. Es entonces, por la naturaleza de la solución que ahí se propone para esa dificultad, que el adaptacionismo surge como un corolario que inicialmente fue visto más como una dificultad que como una oportunidad para el desarrollo de una historia natural evolucionista.

Aun sin poner en duda que, efectivamente, la teoría de la selección natural resuelve, y no disuelve, satisfactoriamente el *problema del diseño*, al permitir explicar también la adaptación de los seres vivos a las exigencias ambientales, pienso que ella fue, sí, *la gran respuesta*, pero para otra pregunta: aquella que plantea la formación del *árbol de la vida*. Eso puede verse en este parágrafo de *Sobre el origen de las especies*, en el que Darwin (1859, p. 3) apunta el *nudo gordiano* que esa obra procura desatar:

> Considerando el origen de las especies, es muy posible que un naturalista, reflexionando sobre las afinidades mutuas de los seres orgánicos, sobre sus relaciones embriológicas, su distribución geográfica, su sucesión geológica, y otros hechos semejantes, pueda llegar a la conclusión que cada especie, en lugar de haber sido independientemente creada, haya descendido, como ocurre con las variedades, de otras especies. Sin embargo, esa conclusión, aun estando bien fundada, sería insatisfactoria, si no se pudiese mostrar cómo las innumerables especies que habitan el mundo han sido

> modificadas de manera a adquirir esa perfección de estructura y coadaptación que justificadamente suscita nuestra admiración.

La *unidad de tipo*, la semejanza general de estructura que existe entre los diferentes grupos de seres vivos, y de la cual nos dan testimonio la anatomía y la embriología comparadas, junto con ciertas evidencias de la paleontología y la biogeografía, sugieren la posible filiación común de los seres vivos; y es en ésta que aquella encuentra su explicación [2] (Darwin, 1859, p. 206). Con todo, y ahí está el problema, la postulación de cualquier mecanismo capaz de hacer derivar diferentes formas de seres vivos a partir de una única forma primitiva, debería también explicar cómo es que ese proceso puede ocurrir atendiendo a esas coadaptaciones previstas por ese *principio de la correlación de los órganos*, según el cual, "todo ser organizado forma un conjunto, un sistema único y cerrado, en el cual todas las partes se corresponden mutuamente, y convergen a la misma acción definitiva por una reacción recíproca"(Cuvier, 1992[1812], p. 97).

Cito aquí ese principio formulado por Cuvier porque, como ya hace mucho lo remarcó Marck Ridley (1972, p. 46), en el momento en el que Darwin escribe el parágrafo antes citado, "*coadaptación* significaba", justamente, "el exacto ajuste mutuo entre cada una de las diferentes partes del cuerpo". *Coadaptación* todavía significaba *correlación funcional de las partes*. *Coadaptación* no significaba, y lo subrayo, la adecuación entre las estructuras de diferentes seres vivos. De hecho, cuando Darwin (1859, p. 3) alude a la adecuación entre la morfología del pájaro carpintero y la actividad de capturar insectos escondidos bajo la corteza de los árboles, la palabra que él usa es *adaptado*. *Coadaptación* significaba, en suma, esa *coherencia y correspondencia funcional* destacada por ese *principio de las condiciones de existencia* que Cuvier había formulado en 1817 y cuyo significado analicé en el capítulo anterior.

Sin embargo, y aquí volvemos al *tour de force* darwiniano, aun esas correlaciones destacadas tanto por los naturalistas como por los teólogos de la primera mitad del siglo XIX, las de los órganos entre sí y las de éstos con el entorno físico, por obvias que parezcan, le planteaban una seria dificultad a las tesis *transformistas* (Cf. Ridley, 1972, pp. 46-7). Conforme Darwin lo apuntaba, estas últimas debían ser capaces de explicar cómo las modificaciones orgá-

nicas podían ocurrir sin conspirar contra esas *condiciones de existencia*, permitiendo, inclusive, que los seres vivos las preservasen no obstante los cambios del entorno a los que, se suponía, esos vivientes se habían visto sometidos a lo largo de sus sucesivas transformaciones. Así, si consideramos que los pingüinos descienden de un ave costera capaz de volar, deberíamos poder explicar cómo los cambios morfológicos allí implicados pudieron ocurrir de forma tal que el resultado de esas trasformaciones fuese un ave cuya forma general se encuentra tan bien adaptada a la vida acuática. De igual forma, si consideramos que los vertebrados terrestres derivan de los peces, deberíamos ser capaces de mostrar cómo la reorganización funcional allí implicada pudo ocurrir de una forma armónica y siguiendo etapas que hayan sido, cada una de ellas, funcionalmente viables.

Eso es precisamente lo que permite hacer la teoría de la selección natural: postula un mecanismo de transformación, la propia selección natural, que es, simultáneamente, un mecanismo *adaptador* y también *coadaptador* [3]. O mejor, postula un mecanismo, la propia selección natural, que, produciendo y preservando el ajuste de los seres vivos a sus *condiciones de existencia*, genera casi inevitablemente, conforme Darwin (1859, p. 111 y ss.) lo muestra cuando presenta su *principio de divergencia*, la radiación de formas supuesta en la *tesis de la filiación común* [4].

Según ese principio, si dentro de cualquier especie, cuyo sustento depende de un cierto recurso particular, surgen individuos hereditariamente dotados para explotar cualquier otro recurso más fácil de obtener, estos últimos serán premiados por la selección natural por el simple hecho de que, durante un tiempo, quedarían menos sometidos a la presión de la *lucha por la existencia*. Será la misma selección natural la que, a continuación, premiaría cualquier acentuación de esa divergencia tal que la misma permita una explotación más eficiente de esos nuevos recursos (Cf. Andrade, 2009, p. 149; Sepúlveda, et al., 2010, p. 164). De esta manera, de modo análogo a la selección artificial que produjo la asombrosa variedad morfológica de las palomas domésticas a partir de una única especie salvaje, este mecanismo podría producir la bastante más restringida variedad morfológica de los pinzones de Galápagos y otras divergencias, tampoco

demasiado grandes, como esas que alguna vez separaron a los leones de los leopardos.

Si lo que vale para las palomas domésticas puede valer para los pinzones de Galápagos, lo que vale para éstos puede valer para todas las aves. Entonces la *tendencia a la divergencia*, causada por la selección natural, pudo producir todos los géneros de ese linaje a partir de un número idéntico de especies originarias, una por cada género, y si eso fue posible es también dable pensar que esas especies fundadoras de cada género resultaron de un proceso análogo, cuyo punto de partida fue una única forma ancestral de ave, producto, a su vez, de otro proceso de divergencia. Al llevar ese modo de razonar a sus últimas consecuencias, Darwin justifica la *tesis de la filiación común* que quedó representada en ese elocuente *árbol de la vida* que es la única ilustración de su libro. Ese proceso de divergencia podría tener su punto de arranque en un conjunto muy reducido de formas primigenias o, incluso, en una única forma que sería el ancestro común de todo lo que vive o ha vivido (Cf. Sober y Orzack, 2003, p. 424). Forma cuyo origen, claro, la propia teoría de la selección natural no podría explicar, porque ella es una teoría sobre el *origen de las especies* y no sobre el *origen de la vida*.

Ese *principio de divergencia* es, en efecto, una pieza fundamental de la argumentación darwiniana, y la importancia que Darwin le concedía es un indicador de la preminencia que para él tenía el problema de la divergencia de las formas por sobre el problema de su adaptación a las exigencias ambientales. Sin este principio, como Darwin pertinentemente lo entendió, su teoría era sólo un esbozo incompleto que no merecía ser publicado.

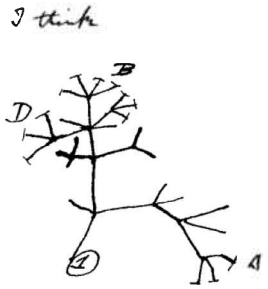
Sabemos, en este sentido, que en 1842 y 1844, Darwin ([1842]1996 y [1844]1996) había llegado a redactar dos versiones embrionarias de su teoría definitiva. Pero a éstas les faltaba una pieza fundamental: la explicación de la razón por la cual el mecanismo de selección natural producía diversificación y no sólo modificación de las formas biológicas (Darwin, 1892, p. 43). Darwin sólo pudo resolver esa dificultad en los años posteriores a 1852 (Cf. Glick y Kohn, 1996, p. 128), y fue animado por la comprensión de cómo el *principio de divergencia* (Darwin, 1996[1856], p. 130) se derivaba de la idea de *selección natural* (Kohn, 2009, p. 87) que en 1856, atendiendo a las recomendaciones de Joseph

Hooker y Charles Lyell, se puso a trabajar en un libro titulado *La selección natural* (Huxley y Kettlewell, 1985, p. 125). Obra mayor cuya escritura abandonó en 1858, cuando aquella célebre carta que Wallace le envió desde el Archipiélago Malayo lo obligó a dar a conocer su teoría en formatos menos detallados (Cf. Bowler, 2001, p. 221).

El famoso retraso de Darwin, esos años que separan su primer atisbo de la selección natural de la publicación de *Sobre el origen de las especies*, tiene, entonces, una explicación epistemológica que refuerza lo que aquí se ha dicho sobre el objetivo central de su teoría de la evolución. Darwin *se demoró* no por el hecho no querer contrariar a su esposa sosteniendo en público la teoría que finalmente lo llevó a ser enterrado en la abadía de Westminster, sino porque, en las versiones de 1842 y 1844, la formulación dada a dicha teoría, aun siendo capaz de explicar la ocurrencia de cambios adaptativos que hoy caracterizaríamos como *anagenéticos*, era incapaz de cumplir con su cometido principal que era el de explicar lo que hoy llamaríamos *cladogénesis*.

Darwin no era un *pollerudo*, ni tampoco creo que sea necesario explicar su renuencia a publicar sus tesis en virtud de un conflicto íntimo entre ciencia y religión que lo estuviese desgarrando. Decir eso sólo es una tentativa de que el *capellán del diablo* les caiga un poco menos antipático a los espíritus religiosos. Creo, más bien, que, aún en 1858, Darwin no había llegado todavía a donde realmente quería llegar, y pienso que si se comparan cuidadosamente sus borradores de 1856, e incluso las cartas que presentó como parte de su comunicación conjunta con Wallace (Darwin y Wallace, 1858), con la explicación del *principio de divergencia* desarrollada en *Sobre el origen de las especies* (Darwin, 1859, p. 113), se puede concluir que fue sólo en ese último periodo de trabajo que Darwin logró la claridad que pretendía en lo atinente a esa cuestión [5]. Su carta más alta, conforme lo apunté en la *Introducción*, estaba en el modo en que la *tesis de la filiación común* podía dar cuenta de las evidencias fundamentales de la historia natural, y sin una formulación clara del *principio de divergencia* esa carta sería mal jugada: ella sería desperdiciada como un *ancho de espadas* en una anodina *segunda mano* de truco.

LA *SUPERACIÓN DARWINIANA* DE UNA *DIFICULTAD CUVIERIANA*



Darwin, *Notebook B*, 1837 [6].

En la *Crítica de la facultad de juzgar*, Kant (1992[1790], §80) había dicho que "la concordancia de tantas especies animales en un cierto esquema común que no sólo parece subyacer a su esqueleto, sino también a la disposición de las demás partes" alentaba una débil esperaza sobre la posibilidad de que las ciencias naturales llegasen a dar una explicación del origen de las diferentes especies de seres organizados. Esa *analogía de las formas*, según decía Kant, parecía indicar que ellas fueron "generadas conforme un arquetipo común", y esa *unidad de tipo* —usó una expresión que sólo sería usual en el siglo XIX— además de reforzar "la conjetura de un efectivo parentesco de ellas en la generación a partir de una madre originaria común", también insinuaba la posibilidad de explicar su origen a partir de un ancestro común, "según leyes mecánicas [7]". Aunque en sentido estricto no ofrecía una explicación mecánica [8], la teoría de Darwin parecía haber logrado ese cometido postulando un proceso, la propia selección natural, que, además de estar regido por factores puramente naturales, también podía dar cuenta de la *técnica de la naturaleza* y del hecho de que los seres vivos fuesen algo próximo de lo que Kant (1992 [1790], §66) llamaba *productos organizados*.

En un enroque conceptual casi tan inesperado y sorprendente como la maniobra de un prestidigitador, pero no por eso dudoso o ilegítimo, la dificultad que la adecuación funcional de las estructuras orgánicas planteaba a la *tesis de la filiación común*, fue erigida

así en la clave para explicar la diversificación de las formas vivas a partir de un ancestro común: la selección natural produce, preserva y reformula esa adecuación, generando, casi simultáneamente, dicha diversificación. Aun así, ese papel clave e imprescindible que la selección natural desempeña en el conjunto de la argumentación darwiniana no debe hacernos perder de vista el carácter relativamente subalterno que ella tiene con relación a la *tesis de la filiación común*: ésta es la que convoca y le da su *razón de ser* a aquella. Si no era para completar y darle plausibilidad a la *tesis de la filiación común*, Darwin nunca hubiese apelado a la selección natural como mecanismo del cambio evolutivo. Por eso, y contrariando a Mayr (1992, p. 102), creo que no cabe considerar a la teoría de la selección natural como si fuese una teoría independiente de la *tesis de la filiación común*.

Esta última, claro, sí es independiente y anterior a aquella, y por eso pudo ser aceptada con relativa independencia de lo ocurrido con la otra. Pero la recíproca no es válida. La teoría de la selección natural, entendida sólo como hipótesis sobre un mecanismo y no como una teoría general sobre la evolución (Gayon, 1995, p. 129 y ss.), sólo tiene significado e importancia en el contexto de esa teoría más abarcadora, cuya tesis fundamental es la idea de que todas las formas orgánicas descienden de una única forma ancestral o, en todo caso, de un grupo relativamente reducido de tales formas (Darwin, 1859, p. 484 y p. 490). No creo, sin embargo, que eso nos obligue a dejar de designar toda la teoría darwiniana con la fórmula abreviada de teoría de la selección natural. Ella, después de todo, no deja de ser una teoría *sobre el origen de las especies* [a partir de un o de unos pocos ancestros comunes] *por medio de la selección natural*; hasta mi aclaración entre corchetes es redundante: en clave darwiniana, *origen de las especies* no significa otra cosa que diversificación a partir de una forma ancestral.

La cuestión está en el hecho que el mecanismo de transformación que Darwin propuso, la selección natural, no puede limitarse a operar sobre la correlación interna de las partes orgánicas y sobre esas correlaciones genéricas y obvias entre órganos y entorno que ya habían sido apuntadas por Cuvier o por Paley. Forzosamente, la selección natural tiene que ir más allá y producir un ajuste entre los seres vivos y las exigencias del ambiente mucho

más minucioso que el previsto por la teología natural y por la historia natural predarwiniana. Urgida y presionada por una *lucha por la vida*, cuya intensidad, e incluso cuya existencia, no había sido reconocida por una historia natural basada en esa idea de una *economía natural en equilibrio* a la que me referí en el primer capítulo, la selección natural no puede limitarse a operar sobre la organización funcional interna de los seres vivos y sobre sus correlaciones más obvias con el entorno físico. Además de eso, la selección acabará premiando cualquier modificación de estructura o de comportamiento que, independientemente de su importancia organizacional (Guillo, 2007, p. 80), confiera a sus portadores alguna ventaja, por mínima que ella sea, en esa *lucha*.

La teoría de la selección natural permite superar la dificultad que la estricta coadaptación de los órganos y su correspondencia con el entorno le plantean a las tesis transformistas. Ese logro explicativo es alcanzado, sin embargo, asumiendo que esas obvias correlaciones entre forma, función y entorno, que ya eran reconocidas por la historia natural anterior, son el resultado de un proceso que, además de premiar cualquier ajuste que optimice esas correlaciones, y además de impugnar cualquier variación que las comprometa, también acabará generando conformaciones y hábitos, o instintos, cuya necesidad difícilmente podría derivarse de cualquier cosa semejante a las meras leyes de *correlación de las partes* postuladas por Cuvier. Conformaciones y hábitos, o instintos, cuya *razón de ser* deberá ser buscada en las exigencias y oportunidades que el ambiente le plantea a los seres vivos. Y ahí podemos ver la diferencia entre los términos en que Darwin plantea inicialmente su problema y los términos en que finalmente lo resuelve.

La formulación del problema es, por decirlo de algún modo, *cuvieriana*, y apunta a lo que cualquier naturalista de inicios del siglo XIX podía entender por *condiciones de existencia* (Cf. Whewell, 1837, p. 472 y 1847, p. 632). Su resolución, en cambio, nos lleva a entender esas condiciones de un modo significativamente diferente, más como la adecuación de los perfiles orgánicos a las exigencias ambientales que como la mutua correlación, o coadaptación de las partes. Por eso, aunque Darwin (1859, p. 206) continúe usando la expresión *condiciones de existencia* —y al hacerlo invoque también a Cuvier— lo cierto es que, como lo apunté en

el primer capítulo, el sentido que acaba dándole al término ya no es aquel de la historia natural anterior a 1859. Darwin, como lo subrayó Russell (1916, p. 239) en *Form and Function*, usa la expresión cuvieriana *condiciones de existencia* como equivalente de *condiciones del ambiente* (Cf. Ridley, 1972, p. 53), y de ese modo las *condiciones de existencia* se homologan a las *conditions of life* derivadas de las contingencias de la *lucha por la supervivencia* (Cf. Darwin, 1859, p. 127).

Por eso, ya en el mismo parágrafo de la Introducción en donde plantea el problema central de su obra, Darwin prepara el camino para lo que será su solución de la cuestión y nos lleva a mirar en una dirección que no es exactamente la de la mutua coadaptación de las estructuras orgánicas, sino la de la adaptación de dichas estructuras a las condiciones de vida. Tal el caso ya citado del pájaro carpintero, con su configuración *maliciosamente* adaptada a la captura de insectos bajo la corteza de los árboles [9] (Darwin, 1859, p. 3). Aquí hay un desplazamiento desde una mirada fisiológica, centrada en la organización del ser vivo, hacia una mirada *ecológica*, centrada en la relación del viviente con sus medios de subsistencia. Un desplazamiento que no puede pasarnos inadvertido (Cf. Guillo, 2003, p. 227). Darwin quiere que ese asunto penetre en nuestro foco de atención. No quiere que este tópico permanezca en el segundo plano en el que hasta ese momento había permanecido, y quiere eso porque él sabía que esas adaptaciones, hasta ese momento mayormente ignoradas por la historia natural, eran parte de las pocas evidencias que podían ofrecerse en favor de la selección natural como mecanismo del cambio evolutivo.

La teoría de la selección natural puede, en efecto, dar cuenta de que el cambio evolutivo se realice en conformidad con las exigencias ya previstas por el *principio de las condiciones de existencia*. A primera vista, por lo menos, nada hay como ella para explicar que los seres vivos sean estructuras económicas y austeras en donde, más allá de las inevitables huellas de irracionalidad dejadas por la historia, cada parte existe en virtud de su contribución al funcionamiento del todo. Aquí hay que señalar que ese logro explicativo sólo se torna posible por la mediación de una inversión en el modo en que se entiende el vínculo entre las correlaciones orgánicas y la inserción del viviente en su entorno.

En la historia natural predarwiniana, la mutua adecuación y coherencia funcional de las estructuras orgánicas revestía una importancia crucial. En este esquema, la correspondencia entre éstas y las exigencias del ambiente ocupaba un lugar definitivamente secundario. En ella, en todo caso, la correspondencia entre las estructuras orgánicas y las demandas ambientales, como ya lo vimos, era un corolario de la propia organización del viviente. Éste se insertaba en el entorno de acuerdo con lo que su organización le permitía y exigía. Por eso, para un naturalista como Cuvier, analizar la forma en que un animal respira, o determinar de qué tipo de alimento se nutre, era mucho más relevante que detenerse a examinar cómo caza o cómo evita ser cazado. En definitiva, ninguna de estas últimas actividades es posible sin el cumplimiento de aquellas funciones más fundamentales, y sólo la presunción darwiniana de que los seres vivos se encuentran siempre jaqueados por un ambiente hostil que parece empujarlos permanentemente a la extinción, puede hacernos invertir el orden de nuestro interés por esos asuntos.

En Darwin esa relación se invierte. La selección natural provee una explicación de cómo las formas orgánicas pueden transformarse atendiendo tanto a sus requerimientos funcionales como a las exigencias del ambiente. Pero dado que la ocurrencia de dicha selección depende de la *lucha por la existencia,* esto conduce a considerar que las exigencias ambientales son la explicación última de la preservación y reformulación de esos requerimientos funcionales. La selección natural preserva y optimiza permanentemente la mutua adecuación de las estructuras orgánicas en la medida en que dicha adecuación permite y mejora el desempeño de los seres vivos en la *lucha por la existencia.* Al hacer eso, también fomenta modificaciones que, sin tener mayor importancia fisiológica, como puede ser el caso de una coloración, pueden incrementar la viabilidad ecológica de sus portadores. Es ahí en donde va a asentar sus bases el *programa adaptacionista.*

UN LUGAR *POSIBLE* PARA UN NUEVO PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN

Al explicar más que la mera preservación y reformulación de las correlaciones organizacionales fundamentales, la teoría de la se-

lección natural nos lleva a sospechar que puede existir una *razón de ser* hasta para los más nimios detalles morfológicos y hasta para las más *bizarras* pautas comportamentales (Dennett, 1995, pp. 229-8). Eso es lo que está en la base de lo que hoy denominamos *adaptacionismo*: la presunción de que, directa o indirectamente, y aun cuando existan otros factores que también deban ser considerados para dar una explicación completa de las formas orgánicas, todos los rasgos morfológicos y comportamentales obedecen —en alguna medida, que será determinada en cada caso particular— a las contingencias pasadas o presentes de la *lucha por la existencia*. He ahí ese *adaptacionismo empírico*, en el sentido de Godfrey-Smith (2001, p. 336), aunque formulado de una forma mitigada, del cual no puede hurtarse nadie que le otorgue algún papel a la selección natural en la génesis de las estructuras biológicas. Un adaptacionismo empírico mínimo que, al mismo tiempo, puede traducirse en una heurística [10] capaz de dar lugar a todo un nuevo programa de investigación.

Ya vimos que el reconocimiento de esas relaciones más obvias y generales entre el viviente, su entorno físico y su alimentación, era parte integrante, y no podía ser de otro modo, de ese gran conjunto de evidencias que la historia natural reconocía con anterioridad a la teoría de la selección natural, y algo semejante podría decirse de la presencia en los seres vivos de estructuras tan obviamente *útiles* como el pico del pájaro carpintero o las membranas interdigitales de las aves acuáticas. La teología natural había reparado en ellas, y hasta el naturalista más renuente a traficar con las *causas finales* tenía que reconocer la existencia de esas *adaptaciones*. Aun así, de ahí a suponer que —dejando de lado la innegable acción directa de ciertos factores físicos, y aun aceptando los constreñimientos impuestos por las *correlaciones del crecimiento* (Darwin, 1859, p. 143)— cada perfil de un ser vivo tuviese alguna utilidad, como Darwin (1859, p. 200) decía, para ese ser o para uno alguno de sus ancestros había todavía un gran paso que dar. Eso lo podemos ver comparando el punto de vista darwiniano con el punto de vista de dos naturalistas como Buffon y Cuvier.

"La naturaleza —pensaba Buffon (2007[1755], p. 623)— está muy lejos de sujetarse a las causas finales en la composición de los seres [11]". Del mismo modo en que ella produce seres que

carecen de estructuras esenciales, como pueden serlo ciertos miembros o ciertos órganos de los sentidos, también puede producir seres con partes sin ninguna utilidad. Tal el caso, por ejemplo, de los dedos del cerdo, "cuyos huesos están perfectamente formados, y, sin embargo, no le sirven de nada". No hay ninguna razón, por ello, para pensar que "en cada individuo todas las partes sean útiles a las otras y necesarias". En lugar de eso, dice Buffon (2007[1755], p. 623), sería suficiente con esperar que, para que las partes se encuentren juntas, no se dañen mutuamente y que puedan desarrollarse conjuntamente sin obliterarse. Dentro de ese margen, como ya podemos leerlo en el primer discurso de la *Historia natural*, "todo lo que puede ser, es" (Buffon,1986 [1749], p. 17). Para Buffon (2007[1755], p. 623), en efecto:

> Todo aquello que no se daña a sí mismo al punto de destruirse, todo aquello que puede subsistir conjuntamente, subsiste; y puede ser que, en la mayoría de los seres, haya menos partes relativas, útiles o necesarias, que partes indiferentes, inútiles o superabundantes. Pero como siempre queremos reportar todo a un fin, cuando las partes no tienen usos aparentes les atribuimos usos escondidos, imaginamos relaciones que no tienen ningún fundamento, que no existen en la naturaleza de las cosas, y que sólo sirven para oscurecerla: no percibimos que alteramos la filosofía, que desnaturalizamos su objeto, que es conocer el *cómo* de las cosas, la manera de actuar de la naturaleza; y substituimos ese objeto real por una idea vana procurando adivinar el *porqué* de los hechos, el fin que ella se propone al actuar [12].

La historia de la impugnación de este modo buffoniano de entender los seres vivos es larga, lo que puede darnos una buena idea de su enorme gravitación. El concepto de *producto organizado de la naturaleza* que encontramos en la *Crítica de la facultad de juzgar* parece la contraparte exacta de las reflexiones que el cerdo motivó en Buffon. "Un producto organizado de la naturaleza —nos dice aquí Kant (1991[1790], §66); un *organismo*, podemos leer nosotros— es aquel en el que todo es fin, y recíprocamente, también medio"; es aquel en el que "cada parte, así como existe sólo por todas las otras, es pensada también como existente para las otras y para el todo". Fue por la mediación de Cuvier (Whewell, 1837, p. 471; Janet, 1882, p. 64) que esta definición kantiana, y antibuffoniana, de *ser organizado* se transformó en ese axioma de la

anatomía comparada que fue el antes citado *principio de la correlación de las partes en los seres organizados*. Es claro, además, que la adopción de ese *funcionalismo estricto* también exigía una limitación, o una relativización, del "todo lo que puede ser, es" sobre el que Buffon (2007[1780], p. 1168) había insistido. Flourens (1850, p. 41), discípulo de Cuvier, explica muy bien esa diferencia entre ambos naturalistas:

> Buffon se engaña. Sin duda, todo lo que puede ser, es; ¿pero es que todo puede ser? Evidentemente, no. Todas las combinaciones no son posibles; ciertos órganos se reclaman, otros se excluyen; un estómago de carnívoro excluye necesariamente dientes de herbívoro, etc.; y si todas las combinaciones de órganos no son posibles, tampoco son posibles todos los seres.

Es decir, en el plexo de todos los seres posibles "hay interrupciones, lagunas, discontinuidades obligadas" que se derivan del *principio de la correlación de las partes* y que debemos explicar a partir de las leyes de la anatomía comparada. "Las leyes de las correlaciones orgánicas", dice en otra parte Flourens (1841, p. 139), "son las propias condiciones de existencia de los seres", y ellas nos enseñan que "no todas las combinaciones posibles para el espíritu lo son fisiológica o físicamente" (Flourens, 1841, p. 247).

Con todo, al mismo tiempo en que postulaba esas rígidas restricciones al universo de lo biológicamente posible que eran las leyes de las correlaciones orgánicas, Cuvier (1805, p. 58) parecía pensar que, una vez establecidos los límites definidos por dichas leyes, toda variante morfológica que no entrase en contradicción con ellas podía existir, incluso si era absolutamente innecesaria (Cf. Caponi, 2008a, p. 50 y ss.). De este modo, "conforme nos alejamos de los órganos principales, aproximándonos de aquellos que lo son en menor grado", las variaciones morfológicas se multiplican; y "una vez que llegamos a la superficie, precisamente allí donde la naturaleza de las cosas quiso que fuesen colocadas las partes menos esenciales y cuya lesión es la menos peligrosa", la gama de variaciones efectivas llega a parecer inagotable. Y "no es preciso en este caso que una forma, que una disposición cualquiera sea necesaria, a menudo hasta parece que para que ella se realice no es preciso siquiera que ella sea útil: basta que ella sea

posible, es decir, que no destruya el acuerdo del conjunto" (Cuvier, 1805, p. 58).

Por eso, "sin apartarse jamás del pequeño número de combinaciones posibles entre las modificaciones esenciales de los órganos importantes", la naturaleza, decía también Cuvier (1805, p. 58), "parece deleitarse al infinito en todas las partes accesorias"; y "manteniéndose dentro de los límites que las condiciones de existencia prescriben", ella "se abandona a toda su fecundidad en aquello en lo que tales condiciones no la limitan". Es justamente ese regodeo en lo superfluo, ese deleite en lo accesorio, que queda excluido del mundo darwiniano [13]. En éste la vida queda sometida al imperio de la escasez, al orden de la necesidad económica. Desde esa perspectiva económica es que detalles morfológica y fisiológicamente secundarios, como las coloraciones, pudieron pasar a ser sistemáticamente considerados como algo más que ornamentos o variaciones fútiles, o como algo más que el simple efecto accidental de la incidencia sobre el organismo individual de factores como la dieta, el clima o la luminosidad [14]. En el mundo darwiniano no hay demasiado margen para diferencias o particularidades, a las que directa o indirectamente no se les pueda atribuir una *razón de ser* vinculada con los rigores de la *lucha por la existencia*.

Lo interesante es que en *Sobre el origen de las especies*, sobre todo en su primera edición, esa consecuencia de la teoría de la selección natural no es usada en favor de la confirmación y del desarrollo de dicha teoría. Por el contrario, ella es vista y presentada como una dificultad a ser remontada: como si ella fuese una derivación incómoda y no muy fácil de justificar. Eso, me parece, pone una vez más de manifiesto que esa supuesta omnipresente, o por lo menos muy difundida, *utilidad*, no pertenecía, como en cambio sí ocurría con las afinidades morfológicas, al conjunto de esas *grandes evidencias*, ya antes reconocidas por la historia natural, que Darwin proponía explicar con su *teoría de la descendencia con modificaciones* (Cf. Gayon, 1992, p. 190). Darwin, en efecto, tenía que argumentar en defensa de esa utilidad, sin poder contabilizarla entre los hechos *manifiestos* que, por simple consiliencia de inducciones *à la Whewell* (1989[1858], §XIII), le darían sustento a su teoría [15].

NARRACIONES ADAPTACIONISTAS Y DESAFÍOS *À LA PALEY*

Es verdad que en *Sobre el origen de las especies*, Darwin (1859, p. 90 y ss.) no deja de ofrecer algunas *ilustraciones de la acción de la selección natural*. Pero es significativo que se trate de *ejemplos imaginarios* (Darwin, 1859, p. 95); ilustraciones que, como James Lennox (1991, p. 230; 2005, p. 90) ha observado, funcionan a la manera de *experimentos de pensamiento* destinados a poner a prueba, y a confirmar, el potencial explicativo de la teoría de la selección natural, y es también muy significativo que dichas *ilustraciones imaginarias* (Darwin, 1859, p. 90) apunten menos a la capacidad de la selección natural para esculpir estructuras adaptativas que a su capacidad de producir cambios y divergencias morfológicas. Estos cambios y divergencias, claro, son explicados por su hipotético carácter ventajoso, adaptativo, aunque lo que más parece importarle ahí a Darwin es mostrar cómo la aparición de modificaciones ventajosas puede producir divergencia de caracteres a partir de una forma originaria.

Darwin (1859, p. 186 y ss.), en realidad, sólo discute la capacidad que la selección natural tendría de producir adaptaciones y, sobre todo, la capacidad que ella tendría de esculpir estructuras adaptativas complejas, en el apartado sobre *órganos de extrema perfección* que integra ese capítulo sexto titulado *Dificultades de la teoría*. Es ahí donde enfrenta el *problema de Paley*, el *sacrosanto misterio del ojo*, trazando las líneas generales que debería tomar toda explicación posible de la historia evolutiva de una estructura adaptativa de cualquier grado de complejidad [16] (Cf. Ridley, 1972, p. 47; Caponi, 2009b, p. 13). Me parece oportuno señalar aquí que esa cuestión sólo aparece planteada como *una dificultad* y no como el problema u objetivo explicativo central de la teoría. Si *Sobre el origen de las especies* fuese principalmente, como Ayala (2004, p. 52-3) sugiere, "un esfuerzo sostenido para resolver el problema de Paley [...] dentro de un marco explicativo científico", uno esperaría que esa cuestión ocupase un lugar de mayor relevancia en el desarrollo de la obra.

Por otro lado, es importante subrayar que el *programa adaptacionista* va mucho más allá del problema general del diseño orgánico. Asumir la adecuación de estructura y función que encontramos en los seres vivos e intentar dar una explicación naturalista de la misma no conduce *ipso facto* al adaptacionismo. Lo que nos

lleva a él, en todo caso, es haber adoptado una solución para ese problema que, como la propuesta por Darwin, nos induce también a considerar "toda estructura compleja y todo instinto como [siendo] el compendio de muchas artimañas, cada una de ellas útil para su poseedor" (Darwin, 1859, p. 485-6). Y una cosa no debe ser confundida con la otra.

En una *narración adaptacionista*, y uso la expresión sin carga peyorativa alguna, el naturalista parte de una estructura cuyo estatuto de adaptación debe ser probado, y para conseguir ese cometido le atribuye una función, pasada o presente, cuyo cumplimento pueda haber sido premiado por una presión selectiva a ser identificada. En cambio, en el caso de una estructura como un ojo y de forma semejante a cómo lo hacían los *teólogos naturales*, el naturalista parte de la constatación de su obvia adecuación y complejidad funcional, para después, en lugar de apelar al artífice supremo, emprender la dura tarea de construir una explicación por selección natural de la evolución de dicha estructura. Es decir, en este último caso se encara un problema distinto al que enfrenta una *narración adaptacionista* clásica. En el caso del ojo se reconoce primero la existencia del *diseño* y, de algún modo, se pone a prueba la capacidad que la selección natural tendría de producirlo. Mientras tanto, en el planteo de un *rompecabezas adaptacionista*, el carácter adaptativo de la estructura en análisis está tácitamente cuestionado, y por eso tiene que ser objeto de prueba.

El investigador, si es un *adaptacionista*, lo presupone. Pero tiene que probarlo identificando la presión selectiva a la que esa estructura respondería (Cf. Dennett, 1995, p. 233 y ss.). Ahí, a diferencia de lo que ocurre con los desafíos *à la Paley* o *à la Behe*, lo que está en cuestión no es la capacidad explicativa de la teoría de la selección natural, sino el *poder causal* de la selección natural. Y eso es lo que está en juego porque si se fracasase sistemáticamente en el intento de construir una *narración adaptacionista* plausible, se podría comenzar a sospechar que la estructura analizada no es una adaptación y que, por tanto, es resultado de otros factores de cambio. Críticos del adaptacionismo a ultranza como Gould y Lewontin jamás cuestionaron que la teoría de la selección natural fuese capaz de responder al *desafío de Paley*, o *de Behe*. Lo que cuestionaron es que toda estructura orgánica deba ser considera-

da, a la manera de Cain (1989[1964], p. 26), como si fuese una adaptación, es decir, un producto de la selección natural.

Además, ser adaptacionista tampoco exige concederle una importancia central al *desafío de Paley*. Éste puede ser considerado sólo como una dificultad a ser superada antes de acometer un problema considerado mayor o más fundamental, como puede serlo el del origen de las especies. Aun así, si la solución propuesta para ese problema nos lleva a sospechar que todas o casi todas las estructuras tienen o tuvieron alguna *razón de ser*, que están ahí porque traen alguna ventaja para sus portadores o la trajeron para sus ancestros, entonces tendremos que asumir una posición adaptacionista que se nos impondrá como corolario, deseado o no, de nuestra propia estrategia de argumentación. Es justamente ese coralario el que estoy diciendo que, en *Sobre el origen de las especies*, es tratado más como una dificultad que como una consecuencia empíricamente confirmada de la teoría allí defendida. Pese a que siempre fue menos célebre que el apartado sobre *órganos de extrema perfección*, en ese sexto capítulo de *Sobre el origen de las especies* dedicado a las *dificultades de la teoría*, también hay otro apartado *sobre órganos de poca importancia aparente* (Darwin, 1859, p. 194 y ss.) que pone eso en evidencia.

EL ADAPTACIONISMO COMO DIFICULTAD

Darwin (1859, pp. 194-5) confesaba ahí que "como la selección natural actúa a vida o muerte, por la preservación de los individuos con cualquier variación favorable, y por la destrucción de aquellos con cualquier desviación estructural desfavorable", percibía cierta dificultad para entender el origen de algunas estructuras "cuya importancia no parecía suficiente para causar la preservación de los individuos sucesivamente variantes". Darwin, podemos decir nosotros, estaba reconociendo aquí el peso de ese corolario adaptacionista entrañado por su teoría. La selección natural, lo veía con toda claridad, no puede producir formas sólo viables, o sólo funcionalmente coherentes, como las exigidas por la *ley de Cuvier*: si ella actúa conforme la teoría lo prevé, su accionar debe redundar en formas y detalles siempre útiles y ventajosos.

No era evidente que todos los perfiles orgánicos fuesen tan útiles y tan ventajosos como la teoría podría hacernos pensar que

deberían ser. Lo evidente, cuando mucho, era que satisfacían esas *condiciones de existencia* más generales ya subrayadas por Cuvier (1817, p. 6), una marcada correlación entre sí y un mínimo ineludible de compatibilidad con el entorno. Más allá de eso, y como vimos que el propio Cuvier (1805, p. 58) lo había afirmado, los *seres organizados* parecían estar plagados de estructuras superfluas e inútiles; y eso, Darwin lo sabía, podía tomarse como una evidencia de que los perfiles orgánicos no eran realmente el producto de la selección natural. Si acaso lo fuesen, entonces no debería haber mucho lugar en ellos para lo inútil, lo superfluo o, incluso, para lo poco beneficioso.

Sin embargo, y como el mismo Darwin decía, esa aparente dificultad, suscitada por la existencia de estructuras a primera vista inútiles, o de una utilidad demasiado escasa como para considerar que fuese captada por la selección natural, podía explicarse por nuestra ignorancia "en lo referente a la totalidad de la *economía orgánica* de cualquier ser vivo". Si dicha *economía de vida,* a la que hoy nos referiríamos con el término 'ecología', fuese más conocida, confiaba Darwin (1859, p. 195), esa utilidad podría ser mejor estimada, y ello nos permitiría entender cómo la selección natural pudo empujar el proceso que condujo a la constitución de esas estructuras aparentemente poco o nada ventajosas.

Darwin defiende así el *utilitarismo,* el *adaptacionismo* derivado de su teoría, apelando a un hecho innegable: hasta ese momento la historia natural poco o nada había estudiado, y poco y nada sabía de las duras condiciones en la que los seres vivos desarrollan sus siempre amenazadas existencias. El naturalista inglés, se puede entonces decir, tenía buenas razones para reclamar alguna prudencia en la evaluación de esas putativas, y quizá sólo aparentes, dificultades de su teoría. Hasta 1859, y por las razones que analizamos en el primer capítulo, la historia natural había estudiado realmente poco la *economía orgánica* de los seres vivos, y eso le restaba valor a muchos veredictos relativos a la *inutilidad* de ciertas estructuras orgánicas. Por otro lado, la teoría defendida en *Sobre el origen de las especies* hacía entrar en juego una *historia de los seres vivos,* que también dejaba margen para considerar que muchas estructuras que actualmente no tenían mayor utilidad para sus portadores, sí la habían tenido para sus ancestros (Darwin, 1859, p. 200).

Darwin (1859, p. 199), por otra parte, tampoco tenía mayores reticencias en admitir la intervención de otras variables, como las *correlaciones del crecimiento* y el efecto directo de las condiciones físicas sobre los perfiles orgánicos, que podrían explicar la existencia de algunos rasgos y estructuras sin "ningún uso directo para sus poseedores". Darwin no fue un *adaptacionista empírico* en el sentido fuerte que Godfrey-Smith (2001, p. 336) le da a ese término; no pensaba que era "posible prever y explicar el resultado de los procesos evolutivos atendiendo solamente al papel jugado por la selección [17]". La selección natural había sido llamada para superar la dificultad planteada por las adecuaciones funcionales de las estructuras orgánicas, y si se reconocía que algunas estructuras no tenían función y que eran inútiles, se podía muy bien aceptar otras explicaciones para ellas.

Darwin (1859, pp. 6 y 206) nunca abandonó cierto pluralismo con respecto a los factores evolutivos [18], y eso le ahorró la dificultad de tener que defender el adaptacionismo estricto que se derivaría del hecho de sostener a la selección natural como motor exclusivo de los cambios evolutivos. La única limitación a este respecto era que esas *hipótesis complementarias* no fuesen incompatibles con la *tesis de la filiación común*, que era el punto innegociable de la argumentación darwiniana, ni tampoco que postulasen mecanismos capaces de anular o limitar la selección natural al punto de tornar inexplicables las adecuaciones de función y estructura exhibidas por los seres vivos. Por esta última razón, Darwin tenía que defender, aunque sea parcialmente, cierto adaptacionismo no demasiado mitigado. No hacerlo sería lo mismo que restarle todo poder explicativo a la selección natural, y eso hubiese implicado renunciar a su solución del problema planteado por las coadaptaciones orgánicas.

En mayor o menor grado, no hay cómo escapar de eso; la teoría de la selección natural conduce a una visión utilitaria de las estructuras orgánicas, y por eso, para sostener dicha teoría, esa visión tenía que ser corroborada, auque sea parcialmente. Si los ejemplos de estructuras o rasgos aparentemente inútiles se multiplicasen, y no pudiesen ser contrabalanceados con ejemplos de rasgos ventajosos, la tesis darwiniana perdería fuerza. De hecho, en los años inmediatamente posteriores a 1859, no faltaron algunas, pocas, investigaciones tendientes a inclinar la balanza a favor

de Darwin. Con todo, por ahora prefiero dejar ese tema de lado y volver a subrayar que en la primera edición de *Sobre el origen de las especies* esa visión utilitaria fue tratada como una dificultad a ser superada, y esa misma cuestión retornó en el capítulo séptimo sobre *objeciones misceláneas a la teoría de la selección natural* que Darwin (1998 [1872], p. 266) redactó para la sexta edición de *Sobre el origen de las especies* (Cf. Darwin, 1959, pp. 226-7).

Eso me parece importante de ser subrayado, porque si la *maravillosa adaptación* de los seres vivos a sus condiciones de vida, y el carácter adaptativo de la mayor parte de los perfiles orgánicos hubiesen sido hechos ya reconocidos y para los cuales la teoría de la selección natural sólo habría procurado dar una explicación no teológica, las objeciones formuladas por naturalistas como Broca, Broon y Nägeli nunca hubiesen sido levantadas, y tampoco hubiesen persistido, durante décadas, como uno de los más comunes argumentos en contra de la teoría de la selección natural (Cf. Kellogg, 1907, p. 38 y ss.). El adaptacionismo, insisto, era una consecuencia y no un punto de partida de la teoría. Una consecuencia que, por no ser muy fácil de aceptar y de confirmar, podía transformarse en una dificultad y dar lugar a objeciones difíciles de responder.

EL DARWINISMO SEGÚN SU *IDEAL DE ORDEN NATURAL*

Por otro lado, aun dejando de lado el desarrollo y las inflexiones del argumento que Darwin expuso en *Sobre el origen de las especies*, y al analizar la estructura de la teoría de la selección natural *en sí misma*, atendiendo a lo que Stephen Toulmin (1961, p. 44 y ss.) llamaría su *ideal de orden natural*, también se llega a la conclusión de que lo que para ella aparece en primer lugar como necesitado de explicación es justamente la diversificación de las formas vivas (Cf. Caponi, 2004; 2005; 2008b) y no la adaptación de los seres vivos a sus condiciones de vida. Así, aunque no haya dudas de que esta última cuestión era muy importante para Darwin, lo cierto es que ese *análisis conceptual* también nos lleva a tener que admitir que la explicación del ajuste de los seres vivos a sus *condiciones de existencia* no era el objetivo central de la teoría.

En *Previsión y entendimiento*, recordémoslo, Toulmin (1961, p. 57) presentó los *ideales de orden natural* como ejemplos de esas *presuposiciones absolutas* que, conforme Collingwood (1940, p. 31)

decía en *Un ensayo sobre metafísica*, subyacen como supuestos de nuestras preguntas más fundamentales sin ser respuestas para ninguna de ellas. Como ejemplo paradigmático de esos *ideales*, Toulmin (1961, p. 56) propuso al *principio de inercia*, esa *primera ley de Newton*, según la cual *todo cuerpo continúa en estado de reposo, o de movimiento rectilíneo y uniforme, a menos que sea compelido a cambiar dicho estado de movimiento por aplicación de una fuerza.*

Dicho principio, según Toulmin (1961, pp. 62-3), indica que para la mecánica newtoniana, la permanencia de un cuerpo en cualquiera de esos dos estados es lo *esperable*, lo *normal*, lo *natural*: lo que *va de suyo* y, por eso, no requiere explicación. Lo que debe ser explicado, lo que debe ser objeto de interrogación, es, por lo tanto, la salida del reposo o la salida del movimiento rectilíneo uniforme; y toda la mecánica newtoniana nos ofrece el modo de responder a esas cuestiones, permitiéndonos explicar y calcular los desvíos de ese estado u *orden ideal* apelando a leyes adicionales como, por ejemplo, la *ley de gravitación*.

De esta forma, aunque el *principio de inercia* hoy nos resulte obvio, su importancia no debe ser subestimada. Desde su aparente trivialidad define, al mismo tiempo, *cómo* son las cosas cuando *nada ocurre*, *qué* significa que algo ocurra y *cuál* debe ser la naturaleza de la causa de ese acontecimiento que ocurre. Si un cuerpo está en reposo o en movimiento rectilíneo uniforme, entonces nada ocurre y, por eso mismo, nada debe ser explicado. Pero si se desvía de ese estado, la teoría define el repertorio de fuerzas que nos permitirían no solamente explicar y prever ese desvío, sino también calcular su magnitud y su sentido. Las indagaciones deberán versar, entonces, sobre el modo en que ese repertorio de fuerzas habrá de utilizarse, y eventualmente ampliarse o modificarse, para así poder construir esas explicaciones y previsiones. Un hecho, podríamos decir, es lo de algún modo inesperado que irrumpe sobre un horizonte de permanencia dado por obvio y por autoexplicado (Toulmin, 1961, p. 63), y lo que define ese horizonte es precisamente lo que aquí llamamos *ideal de orden natural*.

Al igual que otros aspectos de la gramática científica, los *ideales de orden natural* son regionales: diferentes teorías científicas, al interior de diferentes dominios disciplinares, obedecen a *ideales diferentes*. En este sentido puede decirse que el *movimiento rectilíneo uniforme* de la teoría de la selección natural, aquello que para

ella constituye el *estado natural de las cosas*, su *ideal de orden natural*, es siempre la *permanencia de la forma ancestral*. Para la teoría de la selección natural es el alejamiento de esta forma ancestral lo que, en cada caso particular, debe ser explicado. Eso es lo que debe sorprendernos y movilizar nuestros recursos explicativos. Si las especies no cambiasen y no se diversificasen, nada habría para explicar, pero en la medida en que eso ocurra, como de hecho parece que ocurre, será preciso preguntar *¿por qué?* Es decir: *¿Por qué toda esa diversidad y ese cambio y no más bien la permanencia de la forma originaria?* O para citar un ejemplo célebre y concreto: *¿Por qué todos esos diseños diferentes de pico de pinzón y no más bien un único diseño?*

En ese contexto, y según espero poder mostrar en la próxima sección, la explicación de la adaptación sería un caso especial, tal vez el más importante y frecuente, de la explicación de la diversificación. Así, formulada en el lenguaje de la sistemática filogenética, la pregunta fundamental del darwinismo sería: *¿Por qué la apomorfia y no más bien la plesiomorfia?* Pregunta esta, dicho sea de paso, cuya mera formulación ya ha generado mucho más escándalo que la altisonante, pero quizá impertinente: *¿Por qué el ser y no más bien la nada?*

En la naturaleza darwiniana, podríamos decir, *differentiae non sunt multiplicanda praeter necessitatem*. Es en ese sentido que podemos hablar de un *principio de parsimonia* ontológica que allí funcionaría como *ideal de orden natural*. Para el darwinismo, como lo dije más arriba, y como no ocurría en el caso de Buffon y de Cuvier, no hay diferencia que no tenga una *razón de ser*, y esa *razón de ser* debe ser encontrada, caso a caso, con base en la teoría de la selección natural. Es ésta, en efecto, la que nos enseña a reconstruir, para cada caso particular, ese balance entre ganancias y pérdidas que se constituye en la *razón de ser* de cada diferencia y de cada particularidad. Para cada alejamiento de la forma ancestral debe haber alguna explicación que nos muestre que esa diferenciación responde, directa o indirectamente, a una presión selectiva, pasada o todavía presente, que debe ser identificada. Si los pinzones de Galápagos hubiesen permanecido idénticos a sus ancestros ecuatorianos, nada de conspicuo habría en ellos, pero su diversidad sorprende y pide que el *ingenio darwiniano* sea movilizado para darle una explicación.

Nótese, por otra parte, que en las últimas líneas de *Sobre el origen de las especies* no se hace ninguna referencia a la adaptación de los seres vivos a sus condiciones de vida. La selección natural aparece ahí asociada exclusivamente al *principio de divergencia*, y cuando Darwin (1859, p. 490) dice que "hay grandeza en esa visión de la vida" que acaba de ser presentada, se refiere al hecho de que, a partir de primordios tan simples como deben haber sido los seres vivos más primitivos, hayan surgido y continúen surgiendo, tantas y tan maravillosas formas. Es decir, las últimas palabras de la obra de Darwin aluden al *árbol de la vida* como la gran maravilla cuya clave de constitución acababa de ser develada; aquellas palabras no aluden al fenómeno de la adaptación, y menos aun al *misterio* de la complejidad. Lo que maravilla, lo que sorprende, es justamente lo que tiene que ser explicado: aquello que se destaca sobre ese horizonte de obviedad definido por un *ideal de orden natural*.

La *permanencia de la forma ancestral*, de todos modos, no es la única forma en la cual puede ser entendido o formulado el *ideal darwiniano de orden natural*. En trabajos anteriores (Caponi, 2004, 2005, 2008b) presenté al *principio de Hardy-Weinberg* como otra formulación posible de dicho *ideal*. Ese principio, que a menudo fue comparado con el *principio de inercia* [19], puede ser considerado como la expresión, en el lenguaje de la *genética de poblaciones*, del horizonte de permanencia sobre el que se recorta un hecho microevolutivo pensado de una forma puramente anagenética, es decir, por referencia a un estado primitivo de la población que está siendo considerada como universo de análisis.

Recientemente, es verdad, Robert Brandon y Daniel McShea [20] (2010, p. 100-120) han recusado esta comparación entre el *principio de Hardy-Weinberg* y el *principio de inercia*. Para ellos la *primera ley de la biología* sería la postulación de una tendencia a la diversificación y al incremento de la complejidad común a todos los linajes de seres vivos. Creo, sin embargo, que esa pretensión es insostenible. En su condición de *ideal de orden natural*, el *principio de inercia* no alude a nada que pueda ser considerado como una tendencia, ni siquiera una tendencia a permanecer en determinado estado (Cf. Kant, 1989[1786], p. 135 y p. 144). Por otra parte, esa putativa *primera de ley de la biología*, a la que aluden Brandon y McShea, posee, según ellos mismos la presentan, demasiada capacidad

explicativa como para poder ser considerada un *ideal de orden natural* (Cf., Brandon y McShea, 2010, p. 126-7) o para, simplemente, poder ser comparada con la *primera ley de Newton*.

Esos *primeros principios*, queramos o no llamarlos *ideales de orden natural*, nada explican; nos indican lo que sí debe ser explicado y, en este sentido, el *principio de Hardy-Weinberg* me sigue pareciendo un buen candidato a [una formulación posible de la] *primera ley de la biología evolucionaria*. Aunque, insisto, la formulación más general de esa *primera ley darwiniana* sea *las formas permanecen a no ser que algo las haga cambiar*. Es decir, si ellas cambian, si ellas se diversifican, es menester ponerse a trabajar para averiguar por qué eso ocurrió, y una hipótesis que explique ese cambio apelando a la selección natural siempre será una buena candidata a ser considerada.

EXPLICAR SEMEJANZAS PENSÁNDOLAS COMO DIFERENCIAS

Se me podría objetar, lo sé, que la teoría de la selección natural no sólo busca explicar diferencias, también pretende y puede explicar semejanzas. Tal el caso, por ejemplo, de los rasgos análogos. Su presencia en dos o más especies filogenéticamente distantes puede y, en general, debe ser explicada por selección natural, lo que parece ir en contra de la alegación de que el objetivo explanatorio propio de dicha teoría sea siempre la diferenciación o la divergencia de las formas. Es necesario entender, sin embargo, que en la teoría de la selección natural esas analogías son consideradas como el *efecto colateral*, superficial, como la *convergencia accidental* en el *morfoespacio* de dos o más procesos independientes de diferenciación cuyos puntos de partida son formas ancestrales distintas.

Pensemos, por ejemplo, en las membranas interdigitales que se dan en los miembros posteriores de esa zarigüeya semiacuática, el *Chironectes minimus*, que en Brasil es conocida como *gambá d'agua* (Cf. Galliez, et al., 2009). Esta adaptación al nado constituye un rasgo *apomórfico* si es comparado con la ausencia de esas membranas que encontramos en las otras especies del género. Especies entre las que, suponemos, también se encontraría el ancestro del *Chironectes minimus*. No obstante, ese mismo rasgo también constituye una *homoplasia*, una *analogía*, si es comparado

con las membranas interdigitales de las nutrias. Y ya sea en cuanto que *apomorfia* o en cuanto que *homoplasia*, ese rasgo podrá ser explicado apelando a la selección natural. En el primer caso, se tratará, claramente, de la explicación de una diferencia, y en el segundo caso se tratará, aparentemente, de la explicación de una semejanza. Sin embargo, si analizamos más detenidamente la cuestión, veremos que la *explicación de la semejanza* se reduce a la *explicación de la diferencia*. En este ejemplo, como en cualquier ejemplo similar, la *homoplasia* quedará *reducida* a una semejanza *accidental* producida por dos procesos selectivos independientes que generaron sendas *apomorfias*.

Esos procesos selectivos ocurren con total independencia de que la *homoplasia* ocurra o no. Las nutrias podrían no tener membranas interdigitales, o simplemente podrían no existir, y aun así las presiones selectivas que afectaron al *gambá d'agua* producirían ese rasgo en él. Lo mismo podría decirse de las nutrias con relación a las zarigüeyas. Lo que en ellas produjo el rasgo en cuestión es un proceso, tal vez semejante, pero completamente distinto e independiente, del proceso que lo produjo en el *gambá* acuático. Para el darwinismo, las *convergencias evolutivas* no son más que el *efecto de superficie* de procesos independientes de divergencia a partir de formas ancestrales diferentes, y lo que la teoría de la selección natural realmente explica son esos *procesos de divergencia*. Donde ocurre una convergencia, igual que en los casos en donde ninguna convergencia es verificada o conocida, la verdadera pregunta es: *¿por qué la especie X tiene un rasgo ausente en su forma ancestral Y?* Por eso se puede también decir que el *ideal de orden natural* que le da sentido a esta pregunta es esa presunción de *permanencia de las formas* a la que aquí se ha aludido. La pregunta clave siempre es: *¿por qué la diferencia y no más bien la semejanza?, ¿por qué el cambio y no la permanencia?*, incluso, *¿por qué el estado derivado del carácter en análisis y no más bien su estado primitivo o ancestral?*

Por otro lado, es también importante reparar en el hecho de que lo que aquí hemos considerado como explicación de una *apomorfia* es, al mismo tiempo, la explicación de una adaptación. Esto no tiene por qué ser así en todos los casos: las divergencias morfológicas pueden ser también el resultado de procesos de deriva genética y migración. De hecho, en casos como el de las

membranas interdigitales del *gambá d'agua*, la coincidencia entre la explicación de la divergencia y la explicación de la adaptación es clara. En la perspectiva de la teoría de la selección natural, explicar una adaptación es, en primer término, explicar un proceso de divergencias morfológicas o etológicas producidas por presiones selectivas que premiaron cada uno de los pasos de dicho proceso. Esto lo subraya muy bien Robert Brandon (1990, p. 171) cuando, en *Adaptación y ambiente*, señala a la *información filogenética sobre la polaridad de rasgos* como uno de los componentes más importantes de cualquier explicación de una adaptación.

En dicha obra, Brandon (1990, p. 165) destaca cinco elementos que deberían componer una explicación idealmente completa de la adaptación:

> [1] Evidencia de que la selección natural ha ocurrido, esto es, que algunos tipos están mejor adaptados que otros al ambiente selectivamente relevante (y que eso ha resultado en reproducción diferencial); [2] una explicación ecológica del hecho de que algunos tipos están mejor adaptados que otros; [3] evidencia de que las características en cuestión son heredables; [4] información sobre la estructura de la población tanto desde un punto de vista genético como selectivo, esto es, información sobre patrones de flujo genético y patrones de los ambientes selectivos, y [5] información filogenética concerniente a qué ha evolucionado a partir de qué, esto es, cuáles estados del carácter son primitivos y cuáles son evolucionados.

Además, cuando analiza ese *quinto elemento*, el de la información filogenética sobre la polaridad del rasgo en estudio, Brandon (1990, p. 171) dice que:

> Pese a haber mencionado esa categoría al final, quizá ella debería ser listada en primer lugar, pues sin información sobre qué ha evolucionado a partir de qué, no podemos formular hipótesis significativas sobre si un rasgo es o no una adaptación.[...]. La tolerancia a metales [pesados] evoluciona en poblaciones de plantas que crecen en suelos contaminados porque los tipos tolerantes están mejor adaptados a ese ambiente que los tipos no tolerantes. Pero supóngase que todos los miembros de alguna especie de planta, o sus ancestros, fuesen ya previamente tolerantes a esos metales aun sin haber estado nunca expuestos al suelo contaminado. En este caso, el hecho de que las plantas que crecen en suelo contaminado sean tolerantes a los me-

> tales pesados no exigiría una explicación en términos de adaptación. La tolerancia a metales no sería una adaptación en esa especie, sería una *aptación* [aptation].

Es decir, si un rasgo no puede ser entendido como la modificación de otro del cual pueda decirse que es su forma derivada, entonces tampoco puede ser considerado como una adaptación. Por eso, explicar adaptaciones es lo mismo que explicar divergencias de caracteres. También es por eso que no hay explicación adaptativa de un rasgo si ello no conlleva al mismo tiempo la explicación de una divergencia. Es decir, el fenómeno a ser explicado es primero entendido como una divergencia morfológica o etológica, y el considerar que esa divergencia es adaptativa funciona como una hipótesis plausible para explicarla. Pero se trata, insisto, de una hipótesis plausible pero no necesaria; la divergencia morfológica, como ya dije, puede también explicarse por procesos de deriva genética y migración. Puede decirse así que la suposición y la explicación de la divergencia es lógicamente anterior a la suposición y la explicación de la adaptación: ésta no puede existir sin aquella. Pero la recíproca no es válida; en términos darwinistas, explicar una adaptación es siempre la explicación previa de una divergencia, porque sin esta última no hay fenómeno para ser explicado. Afirmar esto no es más que repetir nuestra tesis central: sin divergencia de caracteres no hay nada que irrumpa en el horizonte predefinido por ese *ideal de orden natural* que es la permanencia de la forma ancestral.

Esto, además, vale no sólo en el caso del surgimiento de una variedad que, por estar sometida a presiones selectivas diferentes, diverge morfológica o etológicamente del resto de las poblaciones de la misma especie, pudiendo dar lugar a un proceso de especiación, sino que también vale para lo que ocurre con una población que, en su totalidad, evoluciona a partir de un estado primitivo. Es decir, tanto en el caso de la *cladogénesis* como en el caso de la *anagénesis*, la evolución en general, y la adaptación en particular, son siempre entendidas como procesos de divergencias o alejamientos que se apartan de una forma ancestral o primitiva. En el primer caso, cuando se piensa *cladogenéticamente* se hace alusión explícita a una *forma hermana* que no ha sufrido ese proceso de divergencia; en el segundo caso, cuando se piensa *anagenéticamen-*

te esa alusión es elidida. Incluso en este último caso, la referencia a un estado primitivo anterior, del cual el nuevo es una divergencia, sigue siendo inevitable.

Por eso, aun cuando sea verdad que la explicación de cualquier proceso *cladogénetico* suponga la explicación de un proceso *anagenético* en el cual una población dentro de una especie diverge toda ella en una misma dirección, lo que da lugar a una nueva variedad o a una nueva especie, lo cierto es que, sea por referencia a la constitución inicial de toda esa población particular, o sea por referencia a la constitución de la especie de la cual ella se aparta, el proceso evolutivo es siempre entendido como alejamiento o divergencia de una forma ancestral. Así, el incremento del tamaño medio de los castores fueguinos que, se supone, ocurrió desde su llegada a Tierra del Fuego en la década de 1940, puede ser analizado con referencia exclusiva a la manada fundadora de esa población —que tal vez por haber sido transportada desde Canadá con inciertos fines comerciales— ya haya estado compuesta por individuos, en promedio, mayores que la media de los castores canadienses; o también puede ser analizada con referencia a sus hermanos del hemisferio norte.

En ambos casos, sin embargo, se tratará más o menos de lo mismo: se considerará ese putativo incremento de tamaño como divergencia a partir de una forma ancestral o *primitiva*, y se discutirán hipótesis sobre presiones selectivas, tal vez conjugadas con la incidencia del llamado *efecto fundador*, para explicar dicha divergencia. En un caso se tomará como forma primitiva de referencia a los primeros castores desembarcados en la isla y en el otro a los que se quedaron en Canadá. Entonces, ya sea para pensar en ese proceso considerándolo como el posible surgimiento de una nueva variedad de castor, o sea para considerarlo como un caso interesante de evolución y posible adaptación de toda una población sometida a cambios ambientales significativos, la indagación tendrá que tener un mismo punto de partida y apuntar a un mismo objetivo: la referencia a una forma primitiva como *condición inicial* y la ocurrencia de una divergencia como hecho a ser explicado (Cf. Amundson, 2005, p. 105).

No es sólo en procesos evolutivos relativamente simples, como el incremento de tamaño o el cambio de una coloración que ese modo de proceder se aplica. Darwinianamente, el surgimiento y

la conformación de órganos *complejos*, como los ojos, es entendido de la misma forma, es decir, como una larga serie de sucesivas divergencias a partir de una forma ancestral. En realidad, no existe una explicación por selección natural del origen del ojo, como existe, por ejemplo, una explicación por selección natural del *melanismo industrial* en *Biston betularia*. Lo que existe es una explicación de *por qué*, en determinadas especies, se ha fijado una variante de ojo distinto al de su forma ancestral y también puede existir una explicación de *por qué*, en la historia evolutiva de algunos linajes, en órganos cuya función no era estrictamente hablando la visión, fueron premiadas divergencias morfológicas que posibilitaron el ejercicio de algo que sí pudiese merecer ese nombre (Cf. Darwin, 1998[1872], p. 228-9).

Desde células particularmente fotosensibles hasta el ojo más humilde de un vertebrado, y desde éste hasta el ojo de un mamífero, no hay más que una larga historia de sucesivos alejamientos de formas ancestrales: el ojo de un mamífero es un desvío evolutivo del ojo de un reptil, y el ojo más simple de un molusco es un desvío morfológico a partir de un *órgano ciego*. La teoría de la selección natural es la que nos lleva a sospechar que cada uno de esos desvíos debió acarrear alguna mínima ventaja para la forma de vida en la que ocurrió (Cf. Darwin, 1859, p. 486). La explicación de eso que Ayala llama *complejidad adaptativa* nunca podrá ser, y no precisa ser, otra cosa que la larga cadena de explicaciones dadas para sucesivos y en general minúsculos, *casi eleáticos*, alejamientos de formas preexistentes. Formas que para cada uno de esos pasos deben ser consideradas como el estado o la forma primitiva de la conformación a ser explicada; y es siempre prudente recordar que la ventaja implicada en cada uno de esos pasos no tiene por qué ser siempre buscada en el mejoramiento de una función semejante a la que ese órgano cumple en aquello que nosotros estemos considerando como el *fin de la serie*. La historia natural del ojo no tiene por qué ser, toda ella, la historia de la visión (Cf. Caponi, 2009b), y la historia del ala no tiene por qué ser la historia del vuelo (Cf. Sanz, 2007).

LA NAVAJA DE DARWIN

También sé que se me podría objetar que el tratamiento aquí dado a la explicación de la semejanza es sesgado e incompleto porque sólo alude a la explicación de analogías. Es sabido que no son ellas sino las homologías las semejanzas que más importan en la biología evolucionaria. Ciertamente una cosa es la mera explicación de las analogías por *convergencia adaptativa*, y otra cosa totalmente distinta es el tratamiento que la teoría de la selección natural propone para esas *verdaderas* semejanzas que son las homologías. La genuina *unidad de tipo*, esa que se denuncia en la correspondencia estructural que existe entre los miembros delanteros del ñandú y los miembros delanteros de los murciélagos, no recibe, desde una perspectiva darwiniana, el mismo tratamiento que puede recibir esa analogía funcional que existe entre las alas del gorrión y las alas de esos mismos murciélagos. En el darwinismo, se dice, esa *unidad de tipo* se explica *por filiación común* (Darwin, 1859, p. 206), y esto parece ir en contra de la alegación de que el objetivo explanatorio de la *teoría darwiniana* se encuentra en las diferencias, y nunca en las *semejanzas*, entre los seres vivos [21] (Cf. Andrade, 2009, p. 144).

El uso generalizado de esa regla de inferencia que Sober (1999, p. 253; 2008, p. 265) llamó *Modus Darwin* ("semejanza, luego filiación común"), y que en realidad debería ser enunciada diciendo *unidad de tipo, luego filiación común*, no parece indicar otra cosa. ¿Por qué los yacarés y los cocodrilos se parecen? ¿Tal vez porqué su modo de vida es semejante y entonces están sometidos a presiones selectivas similares? No, antes que eso, se parecen porque derivan de un ancestro común, y son en todo caso las diferencias en sus modos de vida las que, selección natural mediante, explicarán las diferencias morfológicas que presentan (Darwin, 1859, p. 206; Amundson, 2005, pp. 102-3). El modo de vida, como vimos en el caso de las membranas interdigitales de las nutrias y las *gambás d'agua*, puede eventualmente producir esta semejanza, pero lo que en principio se da por supuesto, hasta que sea desmentido por evidencia adicional, es que la semejanza obedece a la filiación común.

El hecho de que, *a priori*, se prefiera la explicación por filiación común, por *Modus Darwin*, a la explicación por convergencia o reversión (Cf. Tassy, 1998, p. 250) es altamente significativo para

la cuestión que aquí se está discutiendo. Es que el *Modus Darwin* sólo puede funcionar como genuina *regla de inferencia*, y no como mera generalización empírica, en un mundo donde la *permanencia de la forma originaria* o *inicial* es considerada como el *grado cero* de cualquier explicación. Todo lo demás, todo lo que ocurra por sobre ese horizonte de permanencia, será explicado por selección natural o por otros factores como deriva genética, migración o, si se quiere, selección sexual. Atribuir la semejanza al origen común, pensarla como homología y no analogía, es siempre la alternativa menos problemática, no por ser la hipótesis más segura sino por ser la *hipótesis mínima*; ella es el *grado cero* de la explicación darwinista y esto se torna evidente en la sistemática filogenética. En sus análisis, los seguidores de Hennig (1968) aplican un *principio de parsimonia* que está estrechamente relacionado con esa *parsimonia ontológica* que, según dije, funciona como *ideal de orden natural* de la teoría darwiniana.

En cierto sentido, la *parsimonia cladista* puede ser vista como una extensión al dominio de los estudios filogenéticos de un principio general de simplicidad o de economía de hipótesis que Newton (1962[1726], p. 398) propuso en sus *Principia* como primera regla del razonamiento filosófico: no admitir más causas de las cosas naturales que aquellas que son suficientes para explicar su aparición. En cualquier dominio de experiencia, esta regla nos lleva, en efecto, a preferir las explicaciones o reconstrucciones de procesos que minimicen tanto las causas involucradas cuanto las etapas seguidas (Sober, 1994, p. 170). Es a eso que aluden los *cladistas* cuando nos dicen que, a la hora de elegir entre reconstrucciones filogenéticas alternativas, debemos preferir hipótesis o sistemas de hipótesis más simples por sobre hipótesis o sistemas de hipótesis más complejos (Eldredge y Cracraft, 1980, p. 67; Wiley, 1981, p. 111).

Lo interesante, lo que aquí no puede dejar de llamarnos la atención y aquello que no podemos evitar relacionar con la tesis aquí sostenida sobre el *ideal de orden natural* de la teoría de la selección natural, es el hecho de que ahí se entienda que *mayor simplicidad* sea lo mismo que *minimización de los cambios evolutivos*. El criterio de simplicidad, como observa Pascal Tassy (1991, p. 55), remite en este contexto a una economía de hipótesis sobre cambios evolutivos: "a partir de un número dado de observaciones,

tanto de fósiles cuanto de formas actuales, procuramos construir para las especies o grupos de especies estudiados un ordenamiento que implique el mínimo de eventos evolutivos". La idea general es que "una solución que implique el mínimo de eventos evolutivos no puede ser menos probable que una solución que implique más" (Tassy, 1991, p. 55).

En efecto, según la perspectiva *cladista*, "la hipótesis más parsimoniosa sobre un árbol evolutivo es aquella que requiere la menor cantidad posible de cambio evolutivo" (Sterelny y Griffiths, 1999, p. 200). Es decir, el árbol filogenético *más corto*, el más parsimonioso, es el "árbol que contiene el número más pequeño de pasos evolutivos" (Tassy, 1998, p. 251), sobre todo, "es aquel en donde cada uno de los rasgos aparece sólo una vez, o a falta de él, es aquel donde cada uno de los rasgos aparece el mínimo de veces" (Tassy, 1998, p. 258). El árbol filogenético más parsimonioso es, en suma, aquel que supone menos *hechos evolutivos* a ser explicados, y los *hechos evolutivos* no son otra cosa que eventos de divergencia a partir de una forma ancestral. Con todo, y más allá del aire de familia que ese principio metodológico de parsimonia guarda con la parsimonia ontológica del *ideal darwiniano de orden natural*, debemos cuidarnos de no confundir ambas ideas: ni la parsimonia ontológica darwiniana es una simple hipóstasis de la parsimonia metodológica *cladista*, ni ésta se deriva inmediatamente de aquella.

Del mismo modo en que el compromiso con el *ideal de orden natural* de la mecánica clásica no nos lleva a pensar en un mundo donde las aceleraciones y desaceleraciones sean fenómenos ausentes o poco comunes, el compromiso con el *ideal de orden natural darwiniano* no nos lleva, por sí solo, a pensar que los eventos evolutivos sean pocos. Lo que hace es decirnos que tales fenómenos precisan explicación, y es ahí donde reside, en nuestra opinión, la diferencia más clara entre ambos principios. Es que a diferencia de un *ideal de orden natural*, el *principio de parsimonia* de los cladistas no sirve para definir qué es lo que podría considerarse un *hecho a ser explicado*. En lugar de ello, este principio opera como una regla metodológica que nos orienta respecto sobre qué tipo de reconstrucciones debemos preferir para cierto tipo de procesos, y la recomendación que nos da es justamente la de preferir aquellas reconstrucciones que minimizan esos fenómenos que el

ideal darwiniano de orden natural nos propone como necesitados de explicación. Así pues, no nos apuremos a ver un conflicto donde no hay más que una estrecha complementación.

El hecho de que se considere la explicación de la semejanza por filiación común como más económica, o más simple, que una explicación que apele a una multiplicación de las transformaciones, nos está indicando que se considera que la permanencia de las formas ancestrales constituye un fenómeno que requiere una *inversión* o un *esfuerzo explicativo menor* que el requerido por las propias transformaciones evolutivas. Sin entrar en la polémica de hasta dónde la parsimonia *cladista* precisa ser justificada por presunciones o hipótesis sobre los fenómenos evolutivos reales (Cf. Sober, 1988, p. 198, 1993, p. 179; Tassy, 1991, p. 56, 1998, p. 267), creo que la propia idea de *simplicidad* que Hennig y sus seguidores invocan supone la *permanencia de la forma primitiva* como *ideal de orden natural*. Si lo que cuenta como hecho a ser explicado y constatado es siempre la divergencia de las formas a partir de un estado inicial cualquiera, entonces, las reconstrucciones filogenéticas que apelan al menor número de tales divergencias, minimizan, al mismo tiempo, la cantidad de hechos presupuestos y posteriormente necesitados de explicación. Menos divergencias implican menos pasos evolutivos a ser introducidos en nuestra reconstrucción, y esto da por resultado hipótesis o reconstrucciones filogenéticas consideradas menos problemáticas y más sostenibles.

La recomendación de preferir una hipótesis simple a una hipótesis compleja, sobre todo si es enunciada con la generalidad que Newton le concede en los *Principia*, puede estar, tal vez, justificada por consideraciones generales de carácter metodológico u ontológico que no apelen, ni explícita ni implícitamente, a nuestra concepción del fenómeno evolutivo. De este modo, al identificarse esa economía con la minimización de las hipótesis que aludan a pasos evolutivos, se está presuponiendo que la ausencia de tales eventos, la permanencia de la estructura que remite al tipo ancestral, es algo que no requiere explicación, que eso es lo que cabe esperar que *de por sí* ocurra. Suponer esa permanencia parece ser algo muy próximo a no suponer nada, parece ser la simple, la inocente e incuestionable aceptación de lo obvio; del estado de cosas de por sí explicado y definido por un *ideal de orden natural*.

El valor epistemológico de la simplicidad puede ser general, y podemos argumentar en su favor con base en consideraciones metodológicas de diversa índole (Cf. Popper, 1962, p. 128 y ss.) o con base en supuestos metafísicos sobre la simplicidad última del mundo. Con todo, lo que hemos de entender por *simplicidad* depende de contextos teóricos específicos: no hay una idea general y universal de simplicidad, sino nociones regionales sujetas a las contingencias de la historia de la ciencia. De nada nos sirve la exigencia de austeridad si no tenemos criterios o escalas de valor para realizar cálculos de costos, y esos criterios, tanto en la ciencia como en la economía, cambian conforme los momentos y las situaciones. En esta forma, la presunción *cladista* de que la simplicidad equivale a menos divergencias y transformaciones evolutivas, depende de ese *ideal de orden natural* específico de la teoría de la selección natural que es la permanencia de la forma primitiva. Hasta me permito ir un poco más lejos: en todo contexto teórico, la noción de simplicidad depende del *ideal de orden natural* que esté vigente.

Como Sterelny y Griffiths (1999, p. 200) sugieren, la presunción empíricamente contrastable de que "el cambio es raro en comparación al no cambio" puede servir de soporte adicional y de motivación para la parsimonia metodológica *cladista*. La parsimonia de la evolución, el carácter preponderantemente conservador o estabilizador de la selección natural, parece invitarnos a esa economía de hipótesis evolutivas recomendada por Hennig, pero esta última actitud reposa antes en esa parsimonia ontológica darwiniana a la cual estamos aludiendo. El criterio *cladista* de economía puede justificarse independientemente de nuestro conocimiento del curso efectivo de la evolución y del carácter normalmente conservador de la selección natural. De todas formas, ese criterio depende de un *ideal de orden natural* que es propio de la teoría de la selección natural. La parsimonia *cladista* no es teóricamente neutral, es una parsimonia darwiniana. Dicho con mayor precisión, es una parsimonia metodológica sustentada en una presunción de parsimonia ontológica específicamente darwinista, y su adopción pone en evidencia el *ideal de orden natural* sobre el que se recortan los hechos a ser explicados por la teoría de la selección natural.

UNA BREVE DIGRESIÓN: *LAS APOMORFIAS NO SE COMEN*

Las explicaciones evolutivas, de acuerdo con lo aquí expuesto, son siempre explicaciones de caracteres o de estados de caracteres. De *apomorfias* en el caso de las explicaciones por selección natural, por selección sexual, por deriva genética o por migración, y de *plesiomorfias* cuando por recurso directo al *ideal de orden natural* se apela a la *filiación común*. En el primer caso se explica efectivamente la alteración de un carácter, y en el segundo caso su preservación es considerada como la simple preservación de la forma primitiva o ancestral. Tener en cuenta esto puede contribuir a clarificar aquel problema que Lewontin (1979, p. 145) planteó con relación a la necesidad dividir un organismo en *partes* diferentes que tendrían explicaciones por selección natural. Esa división, según Lewontin afirmaba, debía obedecer a *decisiones apriorísticas* y algo arbitrarías: "¿Es la mano la unidad de evolución y función?", se preguntaba, "¿o más bien el dedo o una falange? (Lewontin 2000, p. 77).

La cuestión puede parecer intrigante, pero creo que está mal planteada. Ella supone la confusión entre *hablar de partes* y *hablar de caracteres*. El objetivo de una *explicación seleccionista* está dado siempre por un cambio en el estado de un carácter; ahí donde se constata una *apomorfia* es donde puede preguntarse; *¿por qué ese estado derivado y no más bien el estado primitivo?*, y no es improbable que la respuesta para esa cuestión resida en una presión selectiva que será menester identificar. Sin referencia a la *plesiomorfia*, al estado primitivo del carácter, no hay modo de percibir la *apomorfia* a ser explicada. Es justamente esa referencia, y ese contraste entre el estado primitivo y el estado derivado del carácter, lo que permite que la *pregunta adaptacionista* sea correctamente formulada sin mayor riesgo de arbitrariedad; ese contraste le fija un blanco definido a las explicaciones seleccionista. Las adaptaciones no son *partes de organismos*, ellas son *estados de caracteres* que pueden ser explicados por selección natural. Para decirlo de otro modo, deben ser siempre entendidas como *caracteres de linajes* y no como *partes de un cuerpo*. Nadie se come una adaptación, nadie se come una *apomorfia*, como sí puede comerse el muslo de un pollo o el jamón de un cerdo.

III.
LOS PRIMORDIOS DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA*

> La curiosidad siempre despierta de Darwin tiene algo de euforizante, de festivo. Nunca la palabra *naturalista* fue tan pertinente para calificar a alguien: el *libro del mundo*, que para Diderot era más interesante que el de cualquier otro editor, le interesaba en cada una de sus páginas.
>
> Juan José Saer, *El río sin orillas*.

La sintonía fina entre los perfiles de los seres vivos y sus duras condiciones de vida era una novedosa y arriesgada previsión de la teoría de la selección natural. Una previsión inicialmente cuestionada, pero que finalmente dio lugar a todo un fértil e instructivo programa de investigación. La teoría de la selección natural era mucho más que una nueva respuesta para algunas viejas preguntas; ella, como cualquier otro progreso científico genuino, también comportaba un nuevo cuestionario. Así, además de promover esas indagaciones genealógicas que dieron lugar al *programa filogenético*, también acabó promoviendo esa otra agenda de indagaciones cuyo objetivo era explicar los perfiles de los seres vivos, entendiéndolos como productos de presiones selectivas pasibles de ser individualizadas.

Antes de Darwin, el teólogo natural podía darnos una explicación para alguna estructura obviamente conveniente o útil para su portador. Sin embargo, es sólo como una exigencia de la teoría de la selección natural que fuimos llevados a presumir y a procurar una *razón de ser* para cada detalle de estructura (Cf. Darwin, 1977 [1862], pp. 59-60), aun cuando esa *razón* estuviese lejos de ser evidente e incluso fuese claro que ese detalle no obedecía a esas exigencias organizacionales internas de las que se ocupaba la anatomía comparada de Cuvier. De este modo, además de am-

pliar drásticamente los horizontes de la historia natural comprometiéndola en el antes impensable proyecto de reconstruir el *árbol de la vida*, el darwinismo también abrió ese otro nuevo dominio de investigación por el que tempranamente se aventuraron naturalistas como Henry Bates y Fritz Müller con sus estudios sobre mimetismo. Aludo, claro, a ese *programa adaptacionista* que, iniciado por el propio Darwin pero más claramente concebido por Wallace, sólo se consolidó y se desplegó plenamente en las cuatro últimas décadas del siglo XX.

LOS PRIMEROS PASOS DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA*

Tal vez, la primera enunciación de lo que hoy llamamos *adaptacionismo* sea aquel pasaje de *Sobre el origen de las especies* en el que Darwin (1859, p. 200) afirma que, como consecuencia de la teoría que allí está siendo propuesta, "cada detalle de estructura en toda criatura viviente [...] puede ser visto, o como habiendo tenido algún uso especial para una forma ancestral, o como teniendo ahora un uso especial para los descendientes de esa forma". En contra de lo que dice Helena Cronin (1991, p. 86), y a diferencia de lo que ocurrirá después con la formulación del *principio de utilidad* por parte de Wallace (1847a, p. 47), esas líneas de *Sobre el origen de las especies* son menos "una declaración de fe" que el reconocimiento de una perplejidad. Forman parte de ese capítulo de *Sobre el origen de las especies* que estaba dedicado a examinar las consecuencias más problemáticas y discutibles de la teoría de la selección natural. Darwin reconoce ahí las consecuencias *adaptacionistas* de su teoría, aunque en lugar de contabilizarlas como un logro, las asume como motivo de una objeción.

El pájaro carpintero, es verdad, continuaba taladrando los árboles, y siempre podía ser citado como todo un teorema de esa visión adaptacionista de las formas orgánicas que se imponía como corolario de la teoría que sería presentada en *Sobre el origen de las especies*. Aun así, *una golondrina no hace verano*, y un único pajarito, por laborioso que fuese, no bastaba para justificar al adaptacionismo y corroborar la teoría de la selección natural. Para ello era necesario ofrecer más y mejores evidencias, y eso es lo que Darwin hace en lo que puede considerarse como la verdadera obra fundacional del *programa adaptacionista*: *The Various Contrivances by*

which Orchids are Fertilised by Insects (Darwin, 1877), cuya primera edición apareció en 1862.

Darwin analiza ahí las conformaciones florales de distintas especies de orquídeas considerándolas como recursos adaptativos vinculados con la fertilización [1], y de ese modo despliega lo que, siguiendo a Jean Gayon (1992, p. 186), podríamos caracterizar como una *estrategia de corroboración indirecta de la* teoría de la selección natural. Una estrategia que sería complementada, en 1876 y 1877, por *The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom* y *The Different Forms of Flowers and Plants of the Same Species* (Darwin, 1878a y 1878b). Aquí la expresión *corroboración de la teoría de la selección natural* debe tomarse en el sentido preciso y restringido de confirmación de la visión *utilitarista* o *adaptacionista* que de ella se deriva, y es por eso que digo que *The Various Contrivances* puede ser considerada como la obra fundacional del *programa adaptacionista* [2]. El problema de la filiación común, sin estar ausente, queda aquí en un segundo plano, y todo el esfuerzo argumental desplegado en esas obras apunta a poner en evidencia el carácter adaptativo de las más caprichosas conformaciones florales.

En esa obra, los mismos detalles morfológicos que quizá un botánico cuvieriano hubiese considerado como menudencias de escaso o nulo valor funcional (Cf. Cuvier, 1805, p. 58; Caponi, 2008a, p. 53), y tan carentes de cualquier importancia en la *economía orgánica* de esos seres como lo eran para Thomas Huxley (1898[1856], p. 311) antes de Darwin, la coloración llamativa de algunas aves y mariposas son presentados como *contrivances*, artilugios o artimañas, para facilitar una operación fundamental como lo es la fertilización (Darwin, 1877, p. 284). Caso a caso, Darwin se esfuerza en mostrar que cada conformación particular, lejos de ser un *capricho de la naturaleza*, o un efecto secundario de la intervención de otros factores, obedece a la economía de vida particular que cada especie o variedad de planta debe enfrentar, y eso le permite concluir que el estudiar "el uso de cada insignificante detalle de estructura, está lejos de ser una búsqueda infecunda para aquellos que creen en la selección natural" (Darwin, 1877, p. 286).

Por el contrario, para quienes creen en la eficacia de esa fuerza, cada pequeña conformación puede ser una marca dejada por las

contingencias pasadas o presentes de la *lucha por la existencia* y, por eso, dichas marcas pueden servir tanto para rebelarnos secretos de la historia evolutiva de cada especie, como para darnos a conocer su economía actual de vida: lo que hoy llamaríamos *su ecología*. Esos secretos, Darwin (1877, p. 286) lo sabe, no se rebelan fácilmente. Para conocerlos hay que hacer lo que los naturalistas hasta ese momento en general no han hecho: analizar cuidadosamente las condiciones de vida de cada ser vivo, incluyendo sus relaciones con el entorno físico, considerando también, sobre todo, sus relaciones con "los otros seres orgánicos con los cuales (él) entra en competición por comida o residencia, o de los cuales tiene que escapar o a los cuales tiene que apresar" (Darwin, 1859, p. 77). En el caso de las plantas, a la lista de esas complejas relaciones bióticas se podía agregar la de aquellos seres que algunas plantas precisan para ser fertilizadas (Darwin, 1859, p. 73).

De esta manera, focalizándose en un grupo particular de seres vivos, Darwin (1877, p. 286) exhibe el poder heurístico de su teoría y también le responde tácitamente a aquellos críticos que veían una dificultad en la concepción utilitarista de los perfiles orgánicos que se desprendía de la teoría de la selección natural. Darwin, en efecto, muestra en esos trabajos lo difícil que es emitir un juicio bien fundado sobre el valor adaptativo de muchos detalles de estructura y, al mismo tiempo, apunta hechos que ayudan a sopesar y a reconocer la fuerza y el carácter minucioso de la selección natural.

Por eso, y contradiciendo la interpretación que Ghiselin (1983, p. 157) propone de esa carta a Asa Gray en la cual Darwin (1903 [1862], p. 202) afirma que "nadie más se ha dado cuenta de que el objetivo principal de mi libro sobre las orquídeas ha sido lo que se llama un movimiento de flanco sobre el enemigo", creo que no hay razón para pensar que el objetivo de semejante trabajo haya sido *satirizar* a la teología natural [3]. Me parece, en todo caso, que los enemigos que Darwin está queriendo *flanquear* son precisamente los críticos de la visión utilitarista de los perfiles orgánicos, y es en favor de esa misma visión que, en las últimas páginas de ese libro, escribe este breve *manifiesto adaptacionista*:

> Aunque un órgano pueda no estar originalmente formado para un propósito especial, si ahora él sirve para ese fin, estamos justificados

> en decir que el mismo está especialmente adaptado para ello. Con base en el mismo principio, si un hombre fuese a construir una máquina para un cierto propósito, pero usando para eso ruedas, resortes y poleas viejas, sólo un poco modificadas, toda la máquina, con todas sus partes, podría ser descripta como estando especialmente armada para su propósito presente. Así, en la naturaleza toda, casi todas las partes de cada ser vivo hayan probablemente servido, con una forma ligeramente modificada, para propósitos diversos, y hayan actuado en la máquina viviente de muchas, y muy antiguas, formas diferentes [4] (Darwin, 1877, pp. 283-4).

Cabría afirmar, además, que el desarrollo de la idea de *selección sexual* que Darwin (2004[1879], p. 241 y ss.) presenta en *La filiación del hombre*, cuya primera edición data de 1871, también constituye un aporte a la edificación del *programa adaptacionista*. Por intermedio de esa complementación de la teoría de la selección natural, caracteres y detalles que sin duda alguna también hubiesen podido ser considerados de nula o escasa utilidad, incluso desventajosos, pasan a ser vistos como muy importantes en la *economía orgánica* de sus portadores. Para un adaptacionista resolver el enigma de la cola del pavo real es mucho más importante y urgente que resolver el *enigma del ojo*; éste, a primera vista, tiene mucho más que hacer en el austero mundo darwiniano que aquel dispendioso y engorroso ornamento. En este sentido, las diferencias que sobre este punto surgieron entre Darwin y Wallace (1889, p. 285 y ss.) pueden ser consideradas como una primera polémica al interior del *programa adaptacionista*. Lo que ahí estaba en juego era la correcta identificación de la presión selectiva que, directa o indirectamente, podía ser considerada como explicación válida de determinados rasgos o comportamientos [5].

Es digno de ser apuntado, además, que Darwin no se comprometió, él mismo, en investigaciones empíricas destinadas a reconstruir el *árbol de la vida* (Cf. Osborn, 1909, p. 212). Puede decirse que en el periodo posterior a 1859, Darwin se ocupó más, aunque no exclusivamente, con el desarrollo del *programa adaptacionista* que con el desarrollo del *programa filogenético*. Tal vez, viendo que éste se encaminaba y consolidaba rápidamente, Darwin prefirió destinar sus dotes de observador y su talento argumentativo al desarrollo de aquellos aspectos de su teoría que más dudas suscitaban. Tal es el caso del problema del origen del hombre (Darwin,

2004[1879]), de la elucidación de los fenómenos de la herencia que su teoría parecía necesitar (Darwin, 1868), y de las propias consecuencias adaptacionistas derivadas de la teoría de la selección natural.

Más allá de esta última cuestión, lo cierto es que, en 1862, Darwin ya no estaba solo en su defensa del adaptacionismo. Las observaciones sobre *mimetismo* que Henry Walter Bates (1862) publicaría en ese mismo año traían a luz una serie de intrincados fenómenos que Darwin no había considerado en *Sobre el origen de las especies* y que, sin embargo, funcionaban como poderosas corroboraciones de ese corolario *utilitarista* de la teoría de la selección natural [6]. Esas observaciones, como el propio Bates (1862, p. 513) lo pretendía y Darwin (1977[1863], p. 91) lo refrendó, pusieron ante los ojos de los naturalistas hechos que no parecían tener una mejor explicación que la selección natural (Poulton, 1938, p. 9; Ruse, 1983, p. 261). Lo mismo puede decirse de las observaciones sobre el mismo tópico que, diecisiete años más tarde, serían dadas a conocer por Fritz Müller (1879), no *desde el valle del Amazonas* [7], pero sí desde el más austral valle del Itajaí [8].

En la primera edición de *Sobre el origen de las especies*, es cierto, ya se aludía a la posibilidad de explicar por selección natural ciertas coloraciones considerándolas como camuflajes; además, ese modo de entender algunas coloraciones y conformaciones de los insectos también aparece, aunque explicado desde una perspectiva teológica, en la *Introducción a la entomología* de Kirby y Spence (1858, pp. 404-6). No obstante, los ejemplos que Darwin (1859, p. 84) llega a citar no tienen demasiado valor demostrativo para la teoría de la selección natural. El color verde de los insectos que comen hojas y las motas grises de aquellos que comen cortezas eran fenómenos que podían ser explicados, como Kirby y Spence (1858, p. 405) lo reconocían, por el color de esas sustancias que los nutren, y la coloración blanca de un animal que habita en zonas nevadas podía entenderse como un efecto directo del clima o de la escasa luminosidad.

Así lo consideraban, por lo menos, los naturalistas anteriores a Darwin (Cf. Buffon, 1749, p. 528; Cuvier, 1992[1812], p. 113), y según el otro Bates, Marston Bates (1950, p. 209), esa sería más o menos la explicación que, todavía a mediados del siglo XX, podría dar de una coloración críptica un biólogo de laboratorio sólo

familiarizado con las regiones templadas de la Tierra. Un biólogo de esa condición, dice Marston Bates, aun sin negar la protección que el color verde le brinda a las orugas, podría intentar explicar esa coloración por el hecho de que ingieren grandes cantidades clorofila que se acumularía en su epidermis.

En cambio, los ejemplos de mimetismo registrados por Henry Bates y Fritz Müller no se prestaban, por lo menos no lo hacían tan fácilmente, a ser explicados por la acción directa de factores como la dieta, el clima o la luminosidad. Una mariposa, cuya ingestión sería *agradable* para un pájaro, pero cuya coloración imita la [por lo general compleja] *coloración de advertencia* de una mariposa de otro género cuya ingestión resultaría desagradable para ese mismo pájaro, no parece algo fácil de explicar por el efecto directo de factores como el clima o la alimentación. Sobre todo, cuando en esa misma región habitan otras mariposas que, comiendo más o menos lo mismo que la mariposa mimética y su modelo, y estando emparentadas con una u otra, no presentan nada semejante a esa coloración.

Es cierto que tal vez esa supuesta *coloración de advertencia* podría ser explicada aduciendo que es el efecto directo de la presencia en los tejidos de la mariposa-modelo de las sustancias que la hacen tóxica. Si bien la coloración, sorprendentemente conveniente para ella, de la *especie mimética* permanecería como una coincidencia inexplicada. Aquí, salvo el recurso a una deidad taimada y traviesa, no parecía haber una mejor explicación disponible que aquella que estaba siendo ofrecida por la recientemente propuesta *teoría de la selección natural.*

De hecho, las teorías que Wallace (1871, p. 48) enumera como las posibles alternativas a la explicación darwiniana de las coloraciones protectivas son dos: una es la teológica, clásicamente sostenida por Kirby y Spence (1858, p. 404) y la otra es justamente aquella que apelaba a "la acción directa del clima, del suelo o de la comida". Es muy significativo que sea esta última la única hipótesis que Darwin (1977[1863], p. 90) considera como una posible alternativa a la explicación propuesta por Bates. Darwin, evidentemente, no estaba interesado en desperdiciar los resultados de Bates discutiendo el tópico *selección natural vs. diseño divino.* Él quería valerse de ellos para responder a una de las objeciones más serias que, desde dentro del propio dominio de la *ciencia*

natural, se podían levantar en contra de su teoría. Aparentemente, mucho de lo que pretendía explicar por el recurso a la selección natural podía ser más fácilmente explicado por la acción directa de factores como el clima y la dieta, y el mimetismo parecía ser una prueba clara de la insuficiencia de estas últimas explicaciones.

Con el mimetismo, Darwin ponía a sus detractores *entre la espada y la pared*. Dado lo difícil que era explicar ese fenómeno apelando a la acción de factores naturales como la luz o la alimentación, era necesario optar por una de las dos alternativas que quedaban: o volver a la teología de Kirby y Spence, o aceptar que existía un mecanismo natural capaz de modelar a los seres vivos con arreglo a las exigencias derivadas de sus *condiciones de existencia*. Entonces la selección natural se ofrecía como la única alternativa posible para aquellos que no quisiesen salir del dominio de la *ciencia natural*. El camino de la teología siempre estaba abierto, claro, pero optar por ese *salto a lo incondicionado* era una claudicación que Darwin daba por descartada. El mimetismo, podemos entonces decir, corroboraba la teoría de la selección natural en la medida en que dado el limitado repertorio de explicaciones científicas, no sobrenaturales, que de él se podían dar, esa teoría era la única que parecía hacerlo de una forma satisfactoria y completa.

Cabe señalar que además de servir como corroboración de la teoría de la selección natural, el mimetismo también refrendaba las presunciones adaptacionistas que de ella se derivaban. Una coloración llamativa que a primera vista podría ser considerada como un detalle inútil, sin mayor significado biológico y carente de toda utilidad, de pronto se mostraba como un recurso precioso en la *lucha por la existencia*, y, finalmente, no parecía haber otra alternativa que considerarla como una adaptación. Por eso, los estudios sobre coloraciones protectivas de todo tipo acabaron por ser el frente más importante en el que inicialmente se desarrolló el *programa adaptacionista* [9] (Cf. Poulton, 1938). En esa dirección, también cabe destacar las importantes contribuciones que a ese respecto hicieron Alfred Russel Wallace [10] (1871a), August Weismann [11] (1882) y, sobre todo, Edward Poulton [12] (1890).

No es por accidente que Wallace (1889) le haya dedicado a ese tema tres de los quince capítulos de su libro *Darwinismo*. Que el *programa adaptacionista* constituía una agenda de investigación

distinta de la configurada por el *programa filogenético* fue algo que Wallace percibió más claramente que Darwin, y los estudios sobre cloraciones se mostraban como una oportunidad inigualable para el desarrollo de esa segunda agenda. Ya nos ocuparemos de Wallace un poco más adelante. Ahora creo más oportuno analizar brevemente la formulación del *programa adaptacionista* propuesta por Karl Semper (1881) en *Animal Life as Affected by the Natural Conditions of Existence.*

UNA PRIMERA FORMULACIÓN DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA*: KARL SEMPER

Por el hecho de haber esbozado una teoría sobre la *pirámide ecológica,* comúnmente conocida como *pirámide de Elton,* Semper (1881, p. 52) es considerado como uno de los precursores de la ecología moderna [13]. También se lo recuerda por sus tesis sobre la genealogía de los vertebrados que, contrariamente a la mayor parte de sus contemporáneos, Semper (1881, p. 3) remontaba a los anélidos y no a los artrópodos (Cf. Russell, 1916, p. 279; Bowler, 1996, p. 159). Aquí me limitaré a considerar la propuesta de una *fisiología de los organismos* que Semper (1881) delineó en su obra *La vida animal en tanto que afectada por las condiciones naturales de existencia* y que fue parcialmente retomada por Wallace (1889, p. vi) en su propia formulación del *programa adaptacionista.*

Dando por sentado que las investigaciones filogenéticas ya conformaban una empresa consolidada y bien encaminada dentro de los marcos de referencia establecidos por Darwin (Semper, 1881, pp. 1-2 y 25-26), en su obra Semper (1881, p. 3) apunta la necesidad de estudiar los mecanismos que presidían los procesos filogenéticos y es con ese objetivo que propone centrarse en los modos en que las *condiciones externas de existencia* afectan las formas de los seres vivos en general. Es ahí, "en cada influencia, aunque sea insignificante y difícil de detectar, que pueda afectar la aptitud para sobrevivir de una especie", donde este autor (1881, p. 34) ve la clave última para explicar la morfología de los animales. Esas influencias, que incluyen tanto factores bióticos como abióticos (Semper, 1881, p. 35) se transmiten, claro, hereditariamente y es por eso que la forma de cualquier animal actual depende de la forma de sus ancestros. Pero reconocer eso, lógica-

mente, no implica negar que fueran esas mismas *condiciones de existencia* las que pautaron las sucesivas modificaciones de esa forma ancestral (Semper, 1881, pp. 16-7).

En cierto sentido, Semper no está haciendo más que repetir, en otros términos, aquello que Darwin (1859, p. 206) ya había dicho en *Sobre el origen de las especies*:

> Es generalmente reconocido que todo los seres orgánicos se han formado en virtud de dos grandes leyes —*Unidad de Tipo* y *Condiciones de Existencia*. Por Unidad de Tipo se entiende la semejanza general de estructura que vemos en los seres orgánicos de la misma clase, y que es mayormente independiente de sus hábitos de vida. En mi teoría, la Unidad de Tipo se explica por unidad de filiación. La expresión Condiciones de Existencia [...] es plenamente abarcada por el principio de selección natural. Porque la selección natural actúa, o bien adaptando las partes variantes de cada ser a sus condiciones orgánicas e inorgánicas de vida; o bien habiéndolas adaptado durante periodos de tiempo anteriores [...]. Por lo tanto, en la medida en que ella incluye a la Unidad de Tipo por mediación de la herencia a las adaptaciones anteriores, la Ley de las Condiciones de Existencia es, de hecho, la ley superior [14].

Como lo haría Cain en 1964, Semper está proponiendo que esa tesis sea efectiva y sistemáticamente aplicada en la explicación de los fenómenos evolutivos. Para Semper (1881, p. 17), como para Cain (1989[1964], p. 4), en su origen toda estructura se constituyó como adaptación, y es ese mismo carácter adaptativo el que la preserva, aun modificada, en todos sus descendientes. Según Semper (1881, p. 17) la adopción coherente y rigurosa de la perspectiva darwiniana llevaba a reconocer que "todas las peculiaridades estructurales de los animales son verdaderos órganos que deben cumplir alguna función" (Cf. Wallace, 1889, p. 137 n. 2), y eran los requerimientos derivados de esas funciones los que explicaban la historia, la evolución, de dichas estructuras. Ahora lo que oscurecía ese hecho e impedía aceptar ese corolario de la teoría darwiniana que serviría como base de una teoría explicativa y no meramente reconstructiva de la evolución, era la limitación de nuestro conocimiento *fisiológico*.

Éste, decía Semper (1881, p. 34), se limitaba a una fisiología de los órganos centrada en el estudio de las relaciones que los órga-

nos guardan entre sí al interior de cada organismo individual, pero era necesario algo más que eso: hacía falta un saber pormenorizado y sistemático sobre las relaciones del viviente con su medio. Ese saber, como Haeckel (1866, p. 286) ya lo había dicho cuando se refirió a la importancia de ese capítulo subdesarrollado de la fisiología que él proponía llamar *ecología* [15] (Cf. Cooper, 2003, p. 31), prácticamente no existía.

Para entender cómo las formas vivas evolucionan en virtud de sus *condiciones de existencia*, era necesaria, decía Semper (1881, p. 33) una *fisiología universal*, una *fisiología de los organismos*, que investigase "las relaciones recíprocas que ajustan el balance entre la existencia de cualquier especie y las condiciones naturales, externas, de su existencia, en el sentido más amplio del término". Dicha ciencia comprendería así "todas esas leyes que nos son dadas a conocer por la investigación de las relaciones que las múltiples especies guardan entre sí y con esas condiciones de vida que mantienen, destruyen, o modifican sus existencias como especies", y es a mostrar cómo esas condiciones pueden afectar la morfología animal que Semper consagra los demás capítulos de la obra. Esos análisis, sin embargo, presentan una limitación que, considerada desde un punto de vista darwiniano, es bastante significativa.

Semper (1881, p. 39) distingue dos tipos de influencias externas sobre la morfología animal: "(*a*) aquellas que pertenecen a la naturaleza inorgánica o inanimada y (*b*) aquellas que se deben a organismos vivos y sobre todo a los animales vivos de otras especies"; pero, de hecho, le da mayor peso al estudio de las primeras (Cf. McIntosh, 1985, p. 147). De las más de cuatrocientas páginas de *Vida animal*, sólo las últimas setenta son destinadas a los factores bióticos; el resto se consagra al estudio de la influencia que factores como la luz, la temperatura, el agua, la atmósfera, la electricidad y la gravitación tendrían sobre la forma animal. El estudio de las relaciones de antagonismo y mutua dependencia entre los seres vivos, que Darwin (1859, p. 77) había destacado como un aspecto central para entender los perfiles de lo viviente, queda en segundo plano, lo que incluso se nota en las reticencias que en Semper (1881, pp. 404-5) despiertan las observaciones sobre mimetismo.

Darwin, como señaló Georges Canguilhem (1965, p. 137), nos condujo a aceptar que "la relación biológica fundamental es la relación entre el viviente y otros vivientes", y que ésta "supera a la relación entre el viviente y el medio, concebido como conjunto de fuerzas físicas". Para Darwin, en efecto, "lo esencial no es casi nunca el medio físico, ni siquiera el medio alimentario"; para él lo esencial es "la vecindad de competidores y agresores" (Canguilhem, et al., 1962, p. 31). En ese punto Semper parecía todavía un poco aferrado a lo que era característico de la historia natural anterior a 1859 (Cf. Canguilhem, 1965, p. 131 y ss.) y ese elemento predarwiniano de su pensamiento se patentiza en el lugar destacado que (Semper, 1881, p. 37) le concede a eso que llama las *influencias transformantes* del ambiente y que opone a las, no por eso descartadas, *influencias selectivas*.

Semper (1881, p. 37), evidentemente, aceptaba la transmisión hereditaria de las modificaciones producidas por los efectos directo de la alimentación, la respiración, la luminosidad y otros factores físicos, entre los que se incluyen el contacto corporal directo con otros organismos [16], a eso que llamaba *influencias transformantes*. Eso en sí mismo no tiene nada de sorprendente; después de todo, Darwin (1859, p. 132) y muchos darwinistas del siglo XIX, también aceptaban esos factores de modificación (Cf. Andrade, 2009, p. 142). Haeckel (1947[1868], p. 172), por ejemplo, lo hacia de forma decidida (Bowler, 1985, p. 85) y Wallace (1889, p. 443), sin ir más lejos, no los descartaba totalmente. El problema de Semper estaba en el hecho de que sus tesis ignoraban uno de los argumentos más fuertes que Darwin presentó a favor de su teoría de la selección natural, a saber, lo difícil, o lo imposible, que era explicar cómo esas influencias, aun aceptadas, podían producir modificaciones funcionales y, sobre todo, modificaciones capaces de incrementar el desempeño funcional de un órgano [17].

De este modo, al no integrar esa importante lección darwiniana, las tesis de Semper estaban condenadas a no ser muy bien consideradas por aquellos naturalistas que, justamente por sus firmes compromisos darwinianos, podían empeñarse en el desarrollo del *programa adaptacionista*. Si este programa necesitaba de una formulación general y precisa, que integrase los resultados de Darwin, de Bates y de Fritz Müller en un marco de referencia mayor y los mostrase como los primeros pasos de una empresa

que *sólo estaba comenzando*, era necesario algo que fuese más coherente con las tesis fundamentales de Darwin; y ese fue un logro que le cupo a Alfred Russel Wallace. Aunque los objetivos de su obra *Darwinismo* (Wallace, 1889) son más amplios que la mera presentación del *programa adaptacionista*, es la primera obra en que dicho programa aparece delineado de una forma clara y totalmente coherente con los supuestos fundamentales de la teoría de la selección natural.

WALLACE Y LA FORMULACIÓN CANÓNICA DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA*

Cuando digo esto no me refiero al rechazo de la transmisión de los caracteres adquiridos. Wallace, al final de cuentas y como ya dije, no estaba totalmente convencido sobre ese punto, y aunque miraba con simpatía a las tesis de Weismann, no llegó a comprometerse explícitamente con ellas, ni tampoco llegó a suponer que la teoría de la selección natural precisase de su confirmación para verse legitimada (Wallace, 1889, p. 444). Cuando digo que *Darwinismo* es la primera obra en donde el *programa adaptacionista* aparece claramente delineado sobre bases estrictamente darwinistas, me refiero, simultáneamente, a la aceptación clara de que sólo la selección natural podía ser responsable de los cambios adaptativos, y a la afirmación explícita de que el corolario utilitarista de esa teoría no era una verdadera dificultad sino la apertura para un ancho e iluminador dominio de investigación. Esa y no un dudoso *codescubrimiento* de la teoría de la selección natural [18] fue, en realidad, la gran contribución conceptual de Wallace a la biología evolucionaria.

Wallace, de todos modos, no esperó para formular esa lectura del *corolario adaptacionista* hasta la publicación de *Darwinismo* en 1889. Ya en 1867, cuando la primera publicación de su artículo "Mimicry and other protective resemblances among animals", este autor (1871a, p. 47) introduce y fundamenta sus consideraciones sobre ese tema formulando lo que él llama *principio de utilidad*, y vuelve sobre el mismo asunto un año más tarde con la publicación de "A theory of birds nests" (1871b, p. 263). Escrito que, al igual que el artículo anterior, también sería reditado en *Contributions to the Theory of Natural Selection* de 1871 [19]. Es en el

primero de estos dos trabajos que Wallace (1871a, p. 47) explicita lo que entiende por ese principio: "una *deducción* necesaria de la teoría de la selección natural", y no un *supuesto* de ella, lo que nos lleva a considerar que

> ningún hecho específico de la naturaleza orgánica, ningún órgano especial, ninguna forma característica o remarcable, ninguna peculiaridad en los instintos o hábitos, ninguna relación entre especies o entre grupos de especies, puede existir si no es, o no ha sido alguna vez, útil para los individuos o las razas que lo poseen.

Este principio, dice incluso Wallace (1871a, p. 47), opera como "una clave que podemos seguir en el estudio de innúmeros fenómenos recónditos y que nos conduce a procurar un significado y un propósito para muchos caracteres definidos", llamándonos la atención sobre "minucias que de otro modo casi seguramente pasaríamos por alto considerándolas como insignificantes o como carentes de importancia" (Cf. Shanahan, 2004, p. 108). Esto nos indica que, además de considerarlo como un corolario, y no como un punto de partida de la teoría de la selección natural, Wallace también entendía ese *principio de utilidad* como una regla heurística que conducía a una búsqueda empírica del valor o la utilidad de estructuras orgánicas que, en una primera aproximación, podían parecer como desprovistas de todo valor adaptativo.

Es así como aun contrariando, a primera vista, la *evidente* inutilidad de muchas estructuras orgánicas, por la mediación de ese corolario suyo que es el *principio de utilidad*, la teoría de la selección natural, apunta Wallace, nos compromete en indagaciones empíricas que, por lo general, no encontramos en las reflexiones de la teología natural. Dichas reflexiones, como lo vimos en el capítulo anterior, partían de utilidades manifiestas, como las del ojo o el pico del pájaro carpintero, y las usaban como evidencias de diseño. El naturalista darwiniano, en cambio, debe sospechar esa utilidad incluso donde ella no se muestra inmediatamente, y debe intentar individualizarla considerándola como un recurso que sirve, o sirvió, para obtener alguna mínima ventaja en la lucha por la existencia. En el mundo cruel y despiadado de la teoría de la selección natural, las cosas no pueden ser como son porque sí, por un mero accidente. Ahí, ya lo he dicho, toda particularidad, toda

diferencia, debe implicar o debe haber implicado algún lucro; en todo caso, debe resultar de alguna necesidad estructural ineludible, o bien debe ser el efecto colateral de algo que sí haya implicaba algún lucro.

A eso (1889, p. 137) se refiere Wallace en *Darwinismo* cuando escribe que "el dictamen de *inutilidad,* en el caso de cualquier órgano o peculiaridad que no sea un rudimento o una correlación, no es, y nunca podrá ser, la descripción de un hecho, sino la mera expresión de nuestra ignorancia sobre su propósito u origen". Sin comprometerse entonces con un *adaptacionismo empírico* extremo, porque de hecho, al igual que Darwin, tampoco descarta la intervención de otros factores determinantes de las formas orgánicas, Wallace defiende explícitamente lo que Resnik (1997) llamaría de *heurística adaptacionista.* A pesar de todo, creo que implícitamente proponía algo más fuerte: algo más próximo a lo que Godfrey-Smith (2001, p. 337) llamó *adaptacionismo metodológico.* Para Wallace, podríamos tal vez decir, la noción de adaptación "sería un buen *concepto organizador* para la investigación evolucionaria" en general, y eso me parece se patentiza en la propia estructura de *Darwinismo* [20].

Wallace presenta esta obra con un prefacio que parece anunciar las inminentes y *oprobiosas* décadas de *eclipse del darwinismo* (Huxley, 1965[1943], p. 22; Bowler, 1985, p. 13), de las cuales Kellogg (1907) daría su *valiente testimonio,* su *j'accuse,* en *Darwinism To-day* (Cf. Largent, 2009). Eso explicaría su énfasis en la selección natural, que nunca había sido del todo reconocida como mecanismo evolutivo, y que parecía cada vez más sitiada por una pléyade murmurante de hipótesis explicativas alternativas. En ese contexto, insistir reiteradamente sobre la evidencia de la evolución en general y sobre las evidencias de la filiación común en particular, podría parecer ocioso; al final de cuentas, ambas ideas habían sido ampliamente aceptadas y ya orientaban todo un próspero programa de investigaciones. No obstante, sin desmentir esa lectura, creo que también se puede proponer otra que la complementaría. Según la misma, *Darwinismo* no sería sólo el desarrollo de un argumento mayormente defensivo, sino que también sería un escrito programático. En él, análogamente a como Darwin habría llamado a la reconstrucción del *árbol de la vida* en *Sobre el origen de*

las especies, Wallace estaría llamando al desarrollo del *programa adaptacionista*.

Los primeros capítulos de la obra, ciertamente, recuerdan a los primeros capítulos del libro de Darwin; los temas tratados son la lucha por la existencia, la variabilidad de las especies domésticas y salvajes, la selección artificial y la selección natural. Del mismo modo en que *Sobre el origen de las especies* incluía un sexto capítulo sobre las *dificultades de la teoría*, al cual en la sexta edición se le suma un séptimo respondiendo a *objeciones misceláneas*, *Darwinismo* incluye un sexto capítulo sobre *dificultades y objeciones*. En él, además, son inicialmente rediscutidas y se dan respuestas a las mismas dificultades y críticas que Darwin ya había examinado y contestado, y, en cierto sentido, los argumentos de Wallace son básicamente los mismos que los usados por Darwin. Con todo, y he ahí una diferencia que me parece crucial, a la hora de discutir el tópico antiadaptacionista de las estructuras aparentemente inútiles o poco ventajosas, Wallace (1889, p. 131 y ss.) no defiende la teoría de la selección natural invocando sólo la ausencia de conocimiento sobre el tema, sino que también lo hace invocando todo un nuevo y creciente repertorio de evidencias sobre el carácter adaptativo de estructuras antes consideradas de escaso o nulo valor biológico.

Wallace (1889, pp. 133-7) menciona ahí los trabajos de Darwin sobre las estructuras florales, y destaca las observaciones de Grant Allen y John Lubbock sobre la relación entre la conformación de las hojas y las necesidades de las plantas (Wallace, 1889, p. 133). Estas últimas, dice Wallace (1889, p. 134), complementan a las de Darwin, ampliando la "extensión de la región de utilidad en el reino vegetal". Esa región, dice también Wallace (1889, pp. 134-5), tampoco dejó de ampliarse en el caso del reino animal, y para corroborarlo menciona observaciones de otros naturalistas sobre la relación entre la conformación de los picos de las aves y sus hábitos alimentarios (Wallace, 1889, p. 135) y sobre el valor funcional de la cola (Wallace, 1889, p. 136) y los cuernos en mamíferos (Wallace, 1889, p. 137). Aunque de forma más tímida que decidida, las naturalistas comenzaban a mirar a la naturaleza con ojos darwinistas, y su mirada encontraba aquí y allá singularidades en las cuales posarse.

Es curioso, sin embargo, que Wallace no mencione en esas páginas las interesantes observaciones sobre el valor adaptativo del pico del tucán que su antiguo compañero de aventuras en el Amazonas, Henry Bates (1989[1863]), dejó consignadas en *The Naturalist on the River Amazons*. Ahí Bates (1989[1863], p. 334) sugiere que la *razón de ser* de la conformación y del tamaño de esa estructura, que Buffon, recordémoslo, había considerado como un trasto inútil y engorroso, está vinculada con la peculiar dieta de ese pájaro. Como el buen darwinista que ya era a la hora de publicar ese libro, muestra que había entendido muy bien una lección que Darwin (1877, p. 284) había dado sobre el modo de operar de la selección natural en *The Various Contrivances by Which Orchids are Fertilized by Insects* de 1862.

> El pico del tucán —reconoce Bates— escasamente puede ser considerado un instrumento perfectamente formado para el fin al que él se aplica [...] pero la naturaleza no inventa los órganos de una vez para las funciones a las que ellos ahora están adaptados, sino que ella se aprovecha aquí de una estructura o instinto ya existente, y allá de otra, en la medida en que ellas estén a mano cuando la necesidad de su modificación aparece.

Es evidente por otra parte, y conforme el propio Wallace lo apunta, que en el caso del reino animal, la mayor responsabilidad en la ampliación *de la región de utilidad* le pertenece a los estudios sobre coloraciones y señales en insectos y aves; ya sean crípticas, de advertencia, de reconocimiento o miméticas. Dichos estudios, quiere indicarnos Wallace, ilustran lo mucho que puede aprenderse de los seres vivos si los estudiamos asumiendo ese coralario de la teoría de la selección natural que es el *principio de utilidad*. Esa es la idea que unifica los capítulos octavo, noveno, décimo y decimoprimero de *Darwinismo*; los tres primeros desarrollan el análisis de las coloraciones animales desde el punto de vista adaptacionista, y el último hace otro tanto con las coloraciones vegetales (Cf. Wallace, 1889, pp. 187-337).

En esos capítulos, en efecto, Wallace despliega todo el arsenal de evidencias que pueden citarse a favor de la concepción utilitaria de las estructuras orgánicas. Ese arsenal, es cierto, no es demasiado grande ni demasiado variado, y ciertamente es mucho menor y definitivamente menos conspicuo que el arsenal de

evidencias morfológicas, paleontológicas y biogeográficas que Darwin había desplegado en 1859 a favor de la *tesis de la filiación común*. A pesar de ello, Wallace valoriza su módico tesoro adaptacionista mostrando que esas evidencias no eran hechos prestablecidos que simplemente confluían para ser explicados por una nueva teoría; eran hechos que sólo habían sido descubiertos por la mediación de esa teoría y eso hablaba en favor del poder explicativo de esta última.

Es verdad: *poder dar razón de lo ya sabido* y *ser capaz de llevarnos a conocer lo ignorado* son, en general, dos atributos considerados como virtudes de una teoría científica, aunque es cierto que cada uno de ellos puede ser fácilmente cuestionado. Lo primero siempre podrá ser contestado invocando el posible carácter *ad-hoc* de la teoría en cuestión, y lo segundo podrá ser rechazado poniendo en duda que esos putativos *nuevos hechos* previstos por la teoría realmente lo sean. Esta última será la dificultad que los argumentos *à la Wallace* deberán superar: esas *ampliaciones de la región de lo útil* invocadas en *Darwinismo* serán por mucho tiempo, y como lo veremos en el próximo capítulo, consideradas como algo sumamente dudoso.

Más allá de esa cuestión, los cuatro capítulos adaptacionistas de *Darwinismo* cumplen un papel análogo al asignado en *Sobre el origen de las especies* a los cuatro capítulos dedicados a la exposición de esa *consiliencia de inducciones* que corroboraría la filiación común. Aludo al segundo capítulo sobre fósiles, a los dos sobre biogeografía y, sobre todo, al capítulo sobre taxonomía, morfología y embriología (Cf. Darwin, 1859, pp. 312-458). Debo insistir que mientras Darwin consagra esa *consiliencia de inducciones*, hecha a partir de evidencias ya reconocidas por la historia natural anterior a 1859, a la cimentación de la *tesis de la filiación común*, Wallace consagra la suya, hecha a partir de evidencias obtenidas en los treinta años posteriores, a la cimentación de la interpretación adaptacionista de los rasgos orgánicos.

La temática de la filiación común, de todos modos, y creo que cumple decirlo, no deja de estar presente en el libro de Wallace. *Darwinismo* contiene un capítulo sobre biogeografía, el decimosegundo, y otro sobre paleontología, el decimotercero, ambos dedicados a mostrar cómo la *tesis de la filiación común* echa luz sobre esos temas. Wallace, recordémoslo, había hecho importantes con-

tribuciones a la biogeografía (Wallace, 1876) que se insertaban en el marco del *programa filogenético* que el propio Darwin (1859, p. 406 y ss.) había propuesto para esa disciplina [21].

La primera biogeografía evolucionista no desarrolló las cuestiones *ecológicas* que Darwin había apuntado en *Sobre el origen de las especies*. Esas cuestiones sirvieron para demostrar la insuficiencia de las variables climáticas en la explicación de la distribución geográfica de las especies, pero ellas no generaron investigaciones empíricas relativas a cómo las relaciones ecológicas entre especies podían contribuir a explicar la distribución de las mismas. Que eso haya sido así tiene que ver con un tema que nos ocupará en la segunda mitad de este capítulo y en la primera parte del siguiente. Se trata de la postergación del *programa adaptacionista*.

LAS CAUSAS DE LA POSTERGACIÓN DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA*

Esa diferencia, a la que acabo de aludir, entre las *consiliencias de inducciones* que vertebran a *Sobre el origen de las especies* y a *Darwinismo* es, por otra parte, muy importante para explicar y entender por qué mientras el *programa filogenético* se impuso y se consolidó rápidamente en los años posteriores a 1859, el *programa adaptacionista* haya quedado relegado durante casi un siglo y, como veremos en el próximo capítulo, sólo se haya consolidado cien años después de la publicación del libro de Darwin.

Lo que ocurre es que en el caso de *Sobre el origen de las especies*, esa *consiliencia de inducciones* sirvió también para mostrar cómo los análisis morfológicos, propios de dos disciplinas ya reconocidas y consagradas como la anatomía y la embriología comparadas, podían ser reinterpretados de forma tal que permitiesen una reformulación de los objetivos cognitivos de esas disciplinas y también de los objetivos cognitivos de la taxonomía, de la paleontología y de la biogeografía. Asociando la *unidad de tipo* con la *filiación común*, Darwin indicó de qué forma todas esas disciplinas, ya consolidadas, podían reorientarse hacia el trazado de filogenias, y fue clave para la adhesión que rápidamente conquistó el *programa filogenético*. Wallace, en cambio, tuvo que esforzarse en mostrar de qué forma estudios sin mayores precedentes conocidos y de resultados que muchos consideraban inciertos, tal como

los realizados por Darwin sobre las estructuras florales o como los de Bates sobre mimetismo, podían servir de modelos para eso que después se dio en llamar *programa adaptacionista*.

La pretensión de Darwin en lo que atañe a ese punto se hace explícita en el capítulo decimotercero de *Sobre el origen de las especies*. Darwin alude ahí a la taxonomía, a la anatomía comparada y a la embriología comparada para mostrar cómo estas disciplinas pueden ser iluminadas por su teoría. La primera, nos dice, debe ser reinterpretada como un estudio genealógico (Darwin, 1859, p. 413 y 457) que puede encontrar su fundamento en las otras dos disciplinas. Así, mientras Cuvier (1817a) había propuesto una clasificación del reino animal basada en las leyes de la organización rebeladas por la anatomía comparada, Darwin propone una clasificación genealógica basada en las relaciones de filiación rebeladas por esa misma anatomía comparada, además de por la embriología comparada. Disciplina esta que Cuvier, a diferencia de su colega Etienne Geoffroy de Saint Hilaire, había desconsiderado (Cf. Caponi, 2008a, pp. 90-1).

Pero esto, como dije un poco más arriba, supone cambios fundamentales en los objetivos cognitivos de estas dos últimas disciplinas. Ellas debían comenzar a ser consideradas como *ciencias históricas* y no como *ciencias de la organización*, lo que queda claro en el destino que Darwin (1859, p. 437) propone para el concepto de *homología*. A partir ahora ese concepto comenzará a ser interpretado en términos genealógicos y no ya organizacionales (Amundson, 2005, p. 96 y ss.). Las homologías pasarán a ser tratadas como evidencia de *filiación común* capaces de permitirnos reconstruir la genealogía de las diferentes formas de vida (Darwin, 1859, pp. 450-4); ahí está, yo creo, la verdadera clave del triunfo de Darwin en lo que respecta a la *tesis de la filiación común*. Su teoría no sólo permitía una versión unificada de diferentes aspectos de la historia natural, sino que además ofrecía todo un nuevo programa de investigación, el *programa filogenético*, que ampliaba drásticamente el horizonte de ese espacio disciplinar, sin por eso despreciar los métodos y los conocimientos positivos antes convalidados.

Darwin le dio un nuevo significado a lo que los naturalistas ya sabían hacer muy bien y realizaban permanentemente: buscar afinidades morfológicas reales, jerarquizándolas en más o menos

profundas o fundamentales, y descartando aquellas que sólo eran aparentes [22]. Ahora se trataba de usar esas discriminaciones para establecer filiaciones entre especies y géneros actuales o fósiles, y también entre las faunas y floras de los diferentes continentes. De este modo, preservando sus métodos fundamentales, la anatomía comparada y la embriología comparada se orientaban hacia la filogenia (Russell, 1916, p. 247) y arrastraban con ellas a la taxonomía, a la paleontología y a la biogeográfica en la misma dirección (Bowler, 1996, p. 14).

Después de *Sobre el origen de las especies*, todas esas disciplinas no sólo quedaron unificadas en un marco teórico común, sino que además sus resultados podían converger en un objetivo mucho más ambicioso que al que antes podían aspirar por separado: la reconstrucción del *árbol de la vida* en el que toda la historia natural quedó comprometida después de 1859 (Bowler, 1996, p. 40). A eso precisamente se refería Florentino Ameghino (1915[1884], p. 69) cuando, después de reconocer a Germán Burmeister y a Georges Cuvier —en este caso sin haber leído a Foucault (1994[1970], p. 35)— como precedentes del darwinismo, decía:

> Si Cuvier hubiera podido vivir treinta años más se habría fatigado al fin de aplicar sus leyes a la determinación de fósiles que venían siempre a llenar intermediarios de la serie animal; habría concluido por preguntarse con insistencia el *porqué* de esas afinidades; sin duda habría descubierto el vínculo de parentesco por consanguinidad de todos los seres en las épocas pasadas; y el sabio que dijo: "dadme un hueso cualquiera del esqueleto y os daré el animal", quizá hubiese repetido con igual atrevimiento: "dadme al acaso dos formas distintas de mamíferos y os restauraré los intermediarios".

No dudo que Darwin escribiera los últimos capítulos del *Origen* pensando en esa *confluencia de inducciones* que, según William Whewell ([1858]1989, §XIII), era un indicio casi indiscutible de la verdad de una teoría (Cf. Hodge, 2000, p. 41). Tampoco dudo que esa unificación teórica de distintos aspectos de la historia natural que ahí se proponía haya sido fundamental para la aceptación de sus tesis (Cf. Ruse, 1983, p. 229 y 2000, p. 15). Con todo, creo que la clave definitiva de dicha aceptación está en el hecho de que, por mediación de la *teoría de la filiación común*, se abría un campo de estudios mucho mayor que el ofrecido por la historia natural

precedente, y ese campo, además, se podía explorar con recursos metodológicos y teóricos que, en gran parte, ya estaban disponibles.

La ciencia busca respuestas, claro, y por esa misma razón su marcha está jalonada por preguntas que, bajo la aceptación de ciertos supuestos, sean pasibles de ser respondidas. Los enigmas irresueltos y las perplejidades no producen *papers*. La ciencia, podríamos también decir, camina por la senda de los *problemas solubles* (Medawar, 1969, p. 116), y una vez aceptado el marco conceptual delineado por Darwin, la agenda interrogativa de los naturalistas se llenaba de nuevos *problemas solubles*. Un paleontólogo, para volver al ejemplo sugerido por Ameghino, ya no sólo tenía que limitarse a determinar un fósil diciendo, *à la Cuvier*, si se trataba de un mamífero marsupial carnívoro o de un mamífero placentario herbívoro (Cf. Caponi, 2008a, p. 73). Ahora podía situar ese hallazgo en un rompecabezas genealógico y esto, aunque hacía su trabajo mucho más complejo, no por eso lo hacía imposible. La cooptación de las disciplinas clásicas de la historia natural por parte de la biología evolucionaria ocurría sin exigirles a los naturalistas habilidades muy diferentes de aquellas que básicamente ya tenían.

El *programa adaptacionista*, en cambio, no tenía esa suerte que tenía el *programa filogenético*; aquel no podía apoyarse en esa continuidad de métodos que subsistía a pesar de la novedad de los objetivos cognitivos. Su desarrollo exigía destrezas inusuales y suponía el uso de métodos no canonizados. Determinar el valor adaptativo de una estructura y, peor aun, intentar reconstruir las presiones selectivas que pudieron haber llevado a su conformación, suponía conocimientos, habilidades y técnicas de observación que los naturalistas de campo todavía no habían desarrollado. Al trabajar al servicio de una historia natural que, como vimos en el primer capítulo, era desatenta con las relaciones del viviente con su medio, esos naturalistas, como lo veremos en la próxima sección, tampoco le prestaban mayor atención a dichas cuestiones. Esa situación demoró en revertirse, pese a la significación crucial que la perspectiva darwiniana le otorga a las complejas relaciones que los seres vivos guardan entre sí y con el ambiente en general.

De esta manera, siete años después de la publicación de *Sobre el origen de las especies*, Haeckel (1866, pp. 286-7) todavía podía afirmar que, a pesar de la importancia que revestía el análisis de

esas relaciones del viviente con su medio, su estudio había sido desconsiderado por la *fisiología*. Ciencia esta última que, a su entender, debía estudiarlo en un capítulo especial para el cual propuso el nombre de *ecología* [23] (Haeckel, 1866, p. 286; 1868 [1947], p. 574), y a cuyo desarrollo, dicho sea de paso, nunca hizo ninguna contribución (Cf. Stauffer, 1957, p. 144). Como la mayor parte de los evolucionistas del siglo XIX (Bock, 2003, p. 279), Haeckel estaba comprometido con el *programa filogenético* y lo suyo fueron las filogenias basadas en la anatomía y en la embriología comparadas [24]. Sus trabajos no contribuyeron a eso que aquí estamos llamando *programa adaptacionista* y por eso no precisó ocuparse en el estudio de esas complejas relaciones que los seres vivos guardan con su ambiente.

Lo cierto, de todos modos, es que Haeckel no se equivocaba en su diagnóstico. En la época en que acuñó el término *ecología*, los conocimientos que hoy llamaríamos *ecológicos* eran realmente escasos y no iban mucho más allá de algunas correlaciones generales entre factores físicos y formas orgánicas como las que Humboldt (1805) había señalado en su *Ensayo sobre la geografía de las plantas*. Además de esa escasez de conocimientos positivos sobre ese asunto, tampoco existían métodos estandarizados para producirlos y legitimarlos. Quienes se aventurasen en esas aguas, como Bates lo había hecho y Fritz Müller lo seguía haciendo, debían confiar en sus talentos personales para la observación y todavía arriesgarse a que los conocimientos de ahí surgidos fuesen considerados como el endeble y cuestionable producto de registros ocasionales poco confiables.

Por esa razón, en la segunda mitad del siglo XIX, el lugar privilegiado de la historia natural continuó siendo el museo. Tanto Haeckel como Gegenbaur, Florentino Ameghino, o cualquier otro de los tantos obreros del *programa filogenético* desparramados por el mundo, fueron tan naturalistas de museo como lo había sido Cuvier. En ese orden de cosas, aunque los naturalistas de campo como Carlos Ameghino tuviesen un gran valor como recolectores, eran sus colegas de intramuros que continuaban detentando la autoridad. Estos últimos, claro, podían organizar y hasta presidir exploraciones, pero el saber sobre lo que se recolectaba *en campo* todavía debía ser producido y legitimado con los recursos y técnicas del viejo gabinete de anatomía comparada, y

no en la selva o en el desierto. Esa situación que, en el plano epistemológico, conspiraba contra la validación de las observaciones de naturalistas como Bates o Müller, también tenía consecuencias profesionales.

Esas condiciones dejaban en una mala posición institucional a los estudios que el desarrollo del *programa adaptacionista* exigía. Incursionar en ellos, además de no ser sencillo y suponer demasiadas habilidades personales y no estandarizadas, resultaba en un reconocimiento profesional incierto y siempre menor al que podía obtenerse militando en el *programa filogenético*. Éste había heredado todo lo mejor que podía ser aprovechado de la historia natural predarwiniana: un saber legitimado, métodos reconocidos y, además, espacios institucionales consagrados. El *programa adaptacionista*, en cambio, no contaba con nada de eso y embarcarse en él era una aventura más recomendable para el naturalista aficionado que para aquel que desease construirse una carrera profesional sólida. El *programa adaptacionista* adolecía, por eso, de *problemas de reclutamiento;* embarcarse en él era una aventura, no sólo incierta en términos epistemológicos, sino arriesgada en términos institucionales.

LOS *NATURALISTAS DE CAMPO* ANTES Y DESPUÉS DE DARWIN

> Podemos considerar el exilio como un nuevo avatar del *principio de realidad*.
>
> Juan José Saer, *El concepto de ficción*.

Antes de Darwin, y en gran medida y por un largo tiempo después de él, la labor de los *naturalistas de campo* o *naturalistas viajeros* era importante, no en virtud del conocimiento que podían obtener a respecto del modo de vida de los diferentes tipos de organismos en sus condiciones naturales, sino en virtud de los especímenes disecados o, llegado el caso de los restos fósiles, que podían enviar al museo para, allí, ser catalogados y analizados en cuanto que variaciones dentro de los tipos de organización fisiológica conocidos [25]. Lejos de ser ecólogos *avant la lettre*, básicamente trabajaban, por así decirlo, para el engrandecimiento de las colecciones de los museos [26].

Por eso, más allá de ciertas competencias mínimas para la descripción morfológica, para el dibujo y para la identificación de especies o variedades cuyo análisis fuese de relevancia científica, la excelencia básica de estos naturalistas consistía en saber preparar y acondicionar los especímenes recolectados de modo tal que, pese a las vicisitudes y a las demoras del viaje hasta la metrópoli, los mismos pudiesen llegar a la mesa del anatomista en condiciones que permitiesen tanto su descripción anátomo-funcional, como su identificación y clasificación (Cf. Latour, 1995, pp. 538-9; Drouin, 1997, pp. 486-7). Era ahí, después de todo, en el gabinete del anatomista, en donde la verdad más profunda sobre lo viviente habría de rebelarse (Cf. Drouin, 2001, p. 847). Esto valía para el espécimen disecado, embalsamado o inmerso en alcohol, y para el fósil, y era válido también para el animal enjaulado que debía llegar vivo a la *menagerie*, así como para la planta que viajaba en un vivero portátil rumbo a un jardín botánico o a un invernadero (Laissus, 1995, pp. 42-3).

El *naturalista viajero* era un mediador entre la naturaleza y el museo, y en esa *marcha del campo a la ciudad* de la que era responsable poco quedaba, poco se registraba, de las condiciones de vida efectivas de los seres vivos observados y recolectados (Cf. Wallace, 1889, p. vi). Por eso la fuerte vinculación, casi la equivalencia, que Marston Bates (1950, p. 7) establece entre ecología e historia natural sólo puede aceptarse como una aclaración de lo que la expresión *historia natural*, después de muchas mediaciones que analizaremos en el próximo capítulo, vino a significar en el siglo XX. Ella poco o nada nos dice de esa ciencia predominantemente de museos que era la historia natural antes de la revolución darwiniana y que en gran medida continuó siendo después de ella. Eso mismo vale para la afirmación de Gregory Cooper (2003, p. 31) según la cual los historiadores naturales estarían interesados en *cómo los organismos viven*.

En este sentido, y para entender cuán grande puede ser la diferencia entre el modo actual y el modo predarwiniano de entender el trabajo del naturalista de campo, se puede recordar aquello que Louis Agassiz (1938[1869], p. 25) decía en abril de 1865 cuando, en una conferencia a bordo del buque *Colorado* y refiriéndose a las tareas de investigación que su expedición habría de emprender en los ríos del Brasil, pedía a sus colaboradores que

prestaran una particular atención a "las relaciones fundamentales que existen entre los seres" y a "sus relaciones con el medio ambiente". Una atención que, según él mismo decía, iba más allá de lo acostumbrado en la historia natural practicada cincuenta años antes (Agassiz, 1938[1869], p. 26).

En ese entonces, explica Agassiz (1938[1869], p. 26),

> precisar exactamente el lugar del cuál provenía un determinado animal parecía una cosa absolutamente sin importancia para la historia científica de ese animal. [...] Decir que un espécimen provenía de América del Sur era entonces considerado suficiente, y especificar si venía de Brasil o del Plata, del São Francisco o del Amazonas, parecía un lujo para el observador.

Por eso, proseguía Agassiz, "en el museo de Paris [...] muchos ejemplares están marcados como venidos de Nueva York o de Pará; pero todo lo que se puede afirmar es que fueron traídos por un navío que partió de esos puertos. Nadie puede decir con exactitud adónde fueron encontrados". Cabe señalar que para los objetivos cognitivos de la historia natural de la era predarwiniana, ese *descuido* pudo no haber sido algo definitivamente grave. Después de todo, esos especímenes sólo irían a ser examinados en tanto que complejos *teoremas* de las leyes de la anatomía comparada, y por eso poco importaban cuáles eran las circunstancias y los lugares concretos en los que los mismos vivían o habían sido capturados, recogidos o encontrados.

Las leyes de la organización de los seres vivos que un naturalista como Cuvier procuraba establecer, no se rebelan mostrando la correlación entre el pico de un pájaro y el tipo particular de semilla que come. Esas leyes se revelan comparando la correlación existente entre el pico y las garras de ese pájaro con aquella existente entre el pico y las garras de otras especies de pájaros con las que está emparentado taxonómicamente. Esa es una tarea para la que de nada sirve estar en el desierto, en la selva o en la playa; dichas especies pueden habitar diferentes e incomunicadísimos lugares y estar sometidas a condiciones de vida totalmente diversas, y aun así su mera comparación morfológica será reveladora de las leyes de la economía animal.

De esa manera, pudiendo prescindir perfectamente de un *estudio de campo*, que de hecho para ella sería totalmente irrelevante, la anatomía comparada requería el examen de colecciones completas y bien acondicionadas de ejemplares debidamente disecados y ordenados. Por eso el lugar de su ejercicio era el museo al cual el *naturalista viajero*, servicial y abnegadamente, hacía llegar los especímenes que, aquí y allá, había recolectado. Cuvier no tenía que avergonzarse por haber declinado la invitación de Bonaparte para sumarse a la expedición a Egipto de 1798. Su lugar, el puesto que su ciencia le exigía, estaba en el gabinete de anatomía comparada, muy lejos del Nilo y en la margen izquierda del Sena [27]. El *Napoleón de la historia natural* sabía, sin duda, escoger muy bien los terrenos para sus batallas, y del mismo modo en que el frente de la fisiología experimental de Claude Bernard serían los laboratorios, el frente de la *ciencia de la organización* buscada por Cuvier no estaba en otra parte que en esos gabinetes de anatomía comparada.

Se nos podría objetar, de todos modos, que la historia natural practicada cincuenta años antes de la conferencia que Agassiz profiere en 1865, no se limita a la historia natural de Cuvier o de Etienne Geoffroy Saint-Hilaire. También está la historia natural del "Ensayo sobre la geografía de las plantas" que Humboldt publicó como parte del decimoquinto volumen del *Voyage de Humboldt et Bompland* en 1805, y entonces los comentarios de Agassiz parecen no hacer justicia al interés humboldtiano en considerar a "los vegetales en función de sus asociaciones locales en los diferentes climas" (Humboldt, 1805, p. 14 y 1977[1845], p. 72). Debemos tener en cuenta, sin embargo, que ese ensayo no es más que el programa de una disciplina de la cual, en aquel momento y como Humboldt (1805, p. 13) mismo apuntaba, sólo existía el nombre, y en ese reconocimiento hay implícito un diagnóstico sobre la situación de la historia natural de la época que corrobora lo dicho por Agassiz.

Es innegable, de todos modos, que las propuestas y las contribuciones del propio Humboldt propiciaron la reversión de esa situación y contribuyeron para llevar a la historia natural hasta la posición en la que Agassiz podía pronunciar el discurso aquí citado [28] (Cf. Bowler, 1998, p. 150). El espíritu de las recomendaciones que éste hacía a sus alumnos y colaboradores era, por así decirlo y hasta cierto punto, *humboldtiano*. Digo sólo *hasta cierto*

punto porque, como mostré en el primer capítulo, Humboldt centraba sus preocupaciones sobre el entorno físico y no sobre el entorno biológico del organismo. Por otro lado, más allá de las correlaciones que su geografía de las plantas intentaba establecer entre tipos de vegetación e isotermas, su vindicación del trabajo del naturalista de campo se vinculaba con cierta valoración de la posible captación estética que éste podía tener y trasmitir del paisaje natural como un todo [29]. Apreciación que le era negada al historiador natural de gabinete [30].

Por eso, incluso cuando en Humboldt encontremos ya una preocupación por la relación que los organismos guardan con el ambiente que está ausente en la historia natural cuvieriana y que, en este caso sí, ya anticipa en algo a una perspectiva ecológica moderna [31], lo cierto es que todavía estamos lejos, muy lejos, de los puntillosos análisis darwinianos sobre las complejas relaciones que las diferentes especies biológicas guardan entre sí. Estamos sobre todo muy lejos de esos análisis darwinianos relativos a cómo los diferentes perfiles morfológicos y etológicos de los organismos están *marcados* por esas relaciones. Comparando el *Ensayo sobre la historia natural del cóndor* de Humboldt (1811) con las cartas que Darwin y Fritz Müller intercambiaron sobre los más nimios detalles morfológicos de las plantas trepadoras, se puede tener una idea cabal de esa distancia [32].

Pero claro, Darwin se está carteando con quién él mismo considera *el príncipe de los observadores* (West, 2003, p. 1); quizá el primer naturalista en el sentido moderno de la palabra, y es significativo que esa correspondencia haya comenzado a circular entre Down y Desterro el mismo año en que Agassiz comenzaba su viaje por Brasil. Algo había comenzado a cambiar en la historia natural y en el oficio del naturalista desde la no tan lejana época de oro del Museo Nacional de Historia Natural de París, y creo que Müller sabía cuál era la razón de ese cambio que se estaba insinuando. Respondiendo a una pregunta que Darwin (1997 [1865]) le formulara en una carta del 20 de septiembre de 1865, Müller escribiría lo siguiente:

> Usted preguntó si la historia natural no se tornó extraordinariamente atractiva, a través de las opiniones que ambos sustentamos. ¡Con toda seguridad! Desde que leí su libro *Sobre el origen de las especies*, y

> desde que me convertí a su opinión, muchos de los hechos que otrora veía con indiferencia, se tornaron excepcionalmente notables. Otros, que antes parecían insignificantes, apenas pura curiosidad, adquirieron un elevado significado y, así, toda la faz de la naturaleza fue alterada [33] (Müller, 1997[1865], p. 125).

Esos hechos a los que Müller alude son detalles en los perfiles de lo viviente que tienen que ver con dos asuntos ausentes en la historia natural anterior. Uno de esos asuntos es, claro, la propia evolución. Los seres vivos actuales son un documento de su historia evolutiva, y ésta se pone en evidencia no sólo en la *unidad de tipo* sino también en un sinnúmero de *signos insensatos* —la expresión es de Gould (1983, p. 29)— como las estructuras vestigiales que aparecen, sea en el organismo adulto, sea en alguna fase de su desarrollo embrionario. El otro de los asuntos antes ausente, y que ahora cobra una importancia central, es la *lucha por la existencia*. Los perfiles de los vivientes muestran también las vicisitudes pasadas y presentes de las crueles contingencias de esa lucha, y para comprender las marcas que ella deja ya no basta con examinar la propia estructura orgánica o comportamental comparándola con las de otras especies.

Para leer esos signos es necesario observar a los seres vivos en toda la variedad de condiciones ambientales en que desarrollan sus existencias concretas y prestar atención a la variada gama de problemas que deben resolver para poder sobrevivir, y eso es algo que se pierde o se desdibuja cuando el viviente es arrancado de su lugar en la naturaleza e integrado en la colección del museo. Las claves últimas de la vida no se muestran solamente en la luz mortecina del gabinete de anatomía comparada; hay verdades fundamentales que deben ser buscadas en la naturaleza, al sol o en la penumbra húmeda de la selva. Fue el reconocimiento de eso lo que propició el surgimiento del *metier* del naturalista moderno. Fritz Müller tenía buenas razones para quedarse en Santa Catarina. Los honores podían estar en los museos y universidades de Europa, pero había secretos de los seres vivos que sólo podían rebelarse en lugares como las playas de la isla de Santa Catarina o las selvas del valle del Itajaí.

Con todo, si el *desterro de Müller* puede ser leído epistemológicamente, la permanencia de un naturalista como Cuvier en París,

considerada en su debido contexto, también merece esa *caridad hermenéutica*. Los honores y el poder, es cierto, estaban más próximos en París, pero también es cierto que las verdades que Cuvier buscaba, como lo vimos en el primer capítulo y lo recordamos aun en éste, eran más visibles en el museo que en la intrincada, colorida y rumorosa confusión de la naturaleza. Y lo que valía para Cuvier siguió valiendo para los naturalistas evolucionistas que se comprometieron en el *programa filogenético*. No podían ser otra cosa que naturalistas de museo; siempre bien provistos de materiales recolectados por naturalistas de campo debidamente entrenados para cumplir con esa tarea.

Hay que decir, por otra parte, que Fritz Müller fue un darwinista integral. No estaba sólo comprometido con el desarrollo del insipiente *programa adaptacionista*. *Für Darwin* (Müller, 1864), su primer aporte a la *biología evolucionaria* fue una temprana contribución al desarrollo del *programa filogenético* (Cf. Bowler, 1996, p. 106 y ss.; Papavero, 2003, p. 29 y ss.). A ello hay que sumar su aportación al desarrollo del *programa adaptacionista* no sólo con sus ya mencionadas observaciones sobre mimetismo, sino con otros estudios como aquellos sobre la función, en el cortejo y en la defensa, de las escamas olorosas de ciertas mariposas (West, 2003, p. 218 y ss.). Müller (1864, p. 26) comprendió rápidamente que "una de las realizaciones más importantes de la teoría de Darwin" era "el haber despojado de sus exageraciones místicas a las consideraciones utilitarias, *innegables en la ciencia de la vida* [34]". Por eso no tuvo empacho en formular y en intentar corroborar tales consideraciones.

En ese momento, de todos modos, Fritz Müller era todavía una *rara avis*. En 1865, transcurridos sólo seis años desde la publicación de *Sobre el origen de las especies*, y con Wallace y Bates ya definitivamente establecidos en Inglaterra [35], él quizá era el único naturalista de campo en activo cuya mirada ya estaba sistemáticamente orientada por una compresión cabal de la teoría de la selección natural. Para que esa modalidad de trabajo pudiese echar los cimientos de un *colegio invisible* capaz de darle un soporte, aunque endeble y marginal, al desarrollo del *programa adaptacionista* debería pasar algún tiempo, y es ahí en donde debemos recordar la figura de Edward Poulton. Si Müller puede ser considerado el primer *naturalista moderno*, Poulton es quien posibilitó que los

trabajos de aquellos que se enrolaron en ese nuevo modo de practicar la *historia natural* pudiesen converger, acumularse y darse mutuo soporte en lo que fueron los primeros desarrollos del *programa adaptacionista*.

EL PAPEL DE EDWARD POULTON EN LA ARTICULACIÓN DEL *PROGRAMA ADAPTACIONISTA*

Los estudios sobre el significado adaptativo de las coloraciones animales, y en algunos casos también de plantas, fueron la línea de investigación del *programa adaptacionista* que más se desarrolló en el siglo XIX. Los ya citados trabajos de Bates, Wallace, Müller, Weismann y Poulton marcaron una senda que toda una pléyade, no despreciable pero tampoco demasiado notoria, de naturalistas se atrevió a recorrer. Ellos funcionaron como los primeros *ejemplares*, en sentido kuhneano, del *programa adaptacionista*. Eso lo muestra muy bien el propio Poulton (1890, pp. 342-5) en *The Colours of Animals*, al comentar y al intentar capitalizar como evidencias favorables a la perspectiva darwinista, toda una creciente red de observaciones convergentes, así como de discusiones sobre el valor adaptativo de las coloraciones animales.

En esa obra, Poulton (1890, pp. 15-23 y pp. 336-9) no sólo reseña y sistematiza el trabajo de la mayor parte de los naturalistas que hasta ese momento habían investigado el tema de las coloraciones animales, básicamente las de los insectos, desde una perspectiva darwinista [36], sino que además presenta sus resultados consagrando la distinción entre cuatro tipos de coloraciones pasibles de ser explicadas como adaptaciones producidas por la selección natural [37]:

[1] Las coloraciones de valor fisiológico directo, como aquellas que permiten una mejor absorción del calor solar.

[2] Las coloraciones *apatéticas* protectivas y agresivas, que serían los diversos tipos de camuflajes usados por presas o predadores.

[3] El *mimetismo protectivo*, como pueden serlo la semejanza de coloración que una culebra guarda con una coral [38], o *agresivo*, como lo es la semejanza visual o incluso aromática, del depredador con su presa que se da en las arañas que depredan hormigas [39].

[4] Las coloraciones *aposemánticas*, o de advertencia, como la de la coral, que son las que sirven de modelo en el mimetismo protectivo.

Además de esas cuatro categorías, Poulton también acepta una quinta clase de coloraciones que serían las *epigámicas*: aquellas vinculadas con los comportamientos de cortejo; y de ese modo, en lo que atañe al tema de la selección sexual, su posición se aproxima a la Darwin y se aparta de la de Wallace [40] (Poulton, 1890, pp. 21-22 y pp. 325-333). Ésta, sin embargo, era una discrepancia secundaria; en lo que atañe a las coloraciones, tanto Wallace, como Darwin y Poulton concordaban en el hecho de que la mayor parte, al igual que casi todos los detalles de estructura, debían tener una *razón de ser* vinculada con la economía de vida de cada especie o variedad. Fue eso precisamente lo que pondría a los estudios sobre coloraciones justo en el centro de las envestidas *antiseleccionistas* que comenzarían arreciar a fines del siglo XIX y se mantendrían en las cuatro primeras décadas del siglo XIX.

Poulton fue el Papa de la *iglesia batesiana*; y si fue Wallace quien tuvo el mérito de haber formulado el *programa adaptacionista* y de haber apuntado su importancia como parte integrante de la naciente biología evolucionaria, creo que puede decirse que Poulton fue la primera gran figura aglutinante, la cabeza visible, de todos los naturalistas que siguieron esa agenda que Wallace había propuesto. En realidad, el hecho de que la figura de Poulton no haya sido objeto de mayores atenciones en los estudios sobre la historia de la biología evolucionaria es una prueba más de la poca atención que de hecho se le ha dado a la articulación y tardía consolidación del *programa adaptacionista*. Sus obras fueron el punto de convergencia y el ámbito de legitimación de las contribuciones de todo un bajo clero de naturalistas menores —hoy en su mayoría olvidados— que a fuerza de observaciones en campo y memorias leídas en sociedades entomológicas y publicadas en *journals* de importancia como los *Proceedings* y las *Transactions* de la *Entomological Society of London*, mantenían encendida la llama de la *fe mimetista* [41].

COSAS DE *AMATEURS*

Muchos de esos naturalistas, quizá la mayoría, eran aficionados que, al abrazar la causa darwinista, le daban un nuevo sentido a esa pasión por la entomología a la que Darwin, ya de muy joven, también se había entregado (Cf. Berry, 2008). De esta forma, mientras el *programa filogenético* conquistaba y prosperaba en instituciones prexistentes a la revolución darwiniana, tales como museos de historia natural y cátedras de anatomía comparada, aquel primordio del *programa adaptacionista* era sostenido, en gran parte, por el empeño de un puñado de *naturalistas curiosos*. Quizá el ejemplo más notorio de esos *naturalistas amateurs* lo podamos encontrar en el ingeniero Thomas Belt.

Su obra más conocida, *The Naturalist in Nicaragua* (Belt, 1888), cuya primera edición data de 1874, hace patente muy claramente el impacto que el darwinismo tuvo sobre la mirada de los naturalistas de campo. Eso se manifiesta fundamentalmente en las observaciones que allí encontramos sobre mimetismo (Belt, 1888, pp. 7-8 y pp. 314-5), sobre coloraciones y conformaciones crípticas (Belt, 1888, p. 197 y 381) y sobre coloraciones de advertencia (Belt, 1888, pp. 320-1). Belt (1888, pp. 381-4), además, asume y defiende explícitamente la explicación darwinista de esas coloraciones y conformaciones, e intenta extender el modo adaptacionista de razonar a otros fenómenos como el de la conformación de las bromelias (Belt, 1888, p. 184).

Si se compara esta obra de Belt con la Henry Bates (1989[1863]), *The Naturalist on the River Amazons*, se puede decir que esta última es definidamente menos darwinista que *The Naturalist in Nicaragua*. Ello no debe asombrarnos: Bates había realizado sus observaciones antes de la publicación de *Sobre el origen de las especies*, y más allá de algunos comentarios de corte *darwiniano* que ciertamente encontramos en sus crónicas —ya cité aquellos sobre el pico del tucán— esas observaciones obedecen todavía a un modo predarwiniano, más que nada humboldtiano, de apreciar la naturaleza. Belt, en cambio, llega a la selva con una mirada *darwinianamente instruida*; lo que fue también el caso de William Henry Hudson cuando realizó las observaciones que dio a conocer en *Un naturalista en el Plata* (Hudson, 1984[1892]).

Esta obra fue escrita después de haber dejado el Río de la Plata para radicarse definitivamente, en Inglaterra. Hecho que ocurrió

en 1874 (Pozzo, 1989, p. 17) cuando hacía ya tiempo que Hudson estaba familiarizado con la obra de Darwin (Cf. Hudson, 1980[1918], pp. 374-5). Eso se percibe no sólo en sus observaciones (Hudson, 1984[1892], p. 91 y ss.) y discusiones (Hudson, 1984 [1892], p. 119 y ss.) sobre mimetismo y coloraciones de advertencia, sino también en su empeño, definitivamente adaptacionista, por resolver el *enigma de la vizcacha*. Este roedor social tiene la costumbre, constatada por Azara (1998[1809], p. 194) y por Darwin (1902[1845], p. 131), de "arrastrar y amontonar alrededor de la boca de la vizcachera cada tallo que derriba y todo objeto trasladable que, a fuerza de empeño, sea capaz de acarrear" (Hudson, 1984[1892], p. 207). Pues bien, ninguno de esos dos naturalistas llegó a conjeturar una *razón de ser* plausible de semejante comportamiento. Antes de 1859, esos no eran asuntos que mereciesen demasiada atención por parte de los hombres de ciencia. Hudson, en cambio, sí se permitió formular una conjetura a ese respecto.

"En la llanura", apunta él, esa compulsión a amontonar objetos alrededor de la boca de la madriguera, "es un hábito práctico", pues, debido al hecho de que las vizcachas "están siempre ahondando y ensanchando" sus cuevas, la tierra que de ellas van sacando cubre esos rezagos, formando montículos que funcionan como diques protectores en ocasión de eventuales inundaciones (Hudson, 1984[1892], p. 207). "En la pampa bonaerense", añade el autor (1984[1892], p. 207), "cantidades de vizcachas serían destruidas anualmente por las aguas, tras las lluvias, si esos montículos fuesen de menor altura". Aquí tenemos una prueba cabal de cómo el conocimiento detallado de la *ecología* de una especie es necesario para la comprensión del significado biológico de rasgos y comportamientos que, de otra forma, sólo parecerían minucias o anécdotas desprovistas de todo interés para el naturalista.

Con todo, y como lo veremos en el próximo capítulo, ese modo darwiniano de mirar la naturaleza que está en la base del *programa adaptacionista*, y que se insinúa en varias páginas de Belt y de Hudson, demoró mucho en ser unánimemente reconocido como el fundamento de algo que mereciese el nombre de *investigación científica*. Además la conquista de ese reconocimiento tardío se confunde con la demorada y ardua consolidación del *programa adaptacionista*. Iniciado por Darwin y Bates en 1862, y delineado con claridad por Wallace en 1889, este programa, como lo tratare-

mos a continuación, sólo se consolidó en los años sesenta del siglo XX. Hasta ahí, y más allá del aval que a ellas le pudiese dar la teoría de la selección natural, conjeturas como la de Hudson sobre la vizcacha nunca dejaron de estar expuestas a la sonrisa incrédula, aunque a veces complaciente, de los *sabios rigurosos*. Hudson, al final de cuentas, era un *amateur*. Se lo podía disculpar.

IV.
LA CONSOLIDACIÓN DEL PROGRAMA ADAPTACIONISTA

El *programa adaptacionista*, como vimos en el capítulo anterior, se comenzó articular en el siglo XIX, en cuyo frente de investigaciones, además del propio Darwin, militaron otros naturalistas como Henry Bates, Fritz Müller, Alfred Russel Wallace y Edward Poulton. En contraste con lo ocurrido en el caso del *programa filogenético*, esa *segunda agenda darwiniana* sólo se consolidó en pleno siglo XX y lo cierto es que las condiciones epistemológicas que finalmente posibilitaron esa postergada consolidación no han sido todavía claramente analizadas, porque se tendió a confundir la consagración de la *perspectiva seleccionista*, propiciada por la *nueva síntesis*, con la consolidación del propio *programa adaptacionista*.

No se distinguió que una cosa es legitimar, teórica y experimentalmente, a la selección natural como causa de los cambios evolutivos, y otra cosa es valerse de ese mecanismo para efectivamente explicar las más diversas configuraciones de los seres vivos considerándolas como adaptaciones. Tampoco se comprendió que una cosa es aceptar que la selección natural es capaz de explicar el surgimiento de estructuras complejas y obviamente funcionales, como un ojo, y otra cosa es sospechar que hasta los más insignificantes caracteres morfológicos y comportamentales pueden ser entendidos como respuestas a presiones selectivas que sería menester individualizar. El tedioso prestigio del desafío teológico planteado por el ojo empañó el valor que podía tener la resolución del realmente intrigante enigma de la vizcacha.

ESQUEMA DE UNA HISTORIA NO MUY BIEN CONTADA

La legitimación de la *perspectiva seleccionista*, que no necesariamente *panseleccionista* (Gould, 2002, pp. 523 y 555), fue fundamentalmente el resultado de la convergencia, ocurrida a partir de la tercera década del siglo pasado, entre los modelos matemáticos desarrollados por Ronald Fisher, Sewall Wright y John Haldane, aunado a los trabajos experimentales de Theodosius Dobzhansky [1]. Por su parte, la definitiva aceptación de que la selección natural es capaz de explicar estructuras funcionales complejas resultó de una convergencia mucho más intrincada de investigaciones que abarcaron los más diferentes campos de la investigación biológica [2]. Tal el caso, por ejemplo, de los comportamientos *altruistas* y *cooperativos*; las pautas comportamentales así calificadas, que son obviamente funcionales pero no inmediatamente inteligibles en términos darwinistas, fueron finalmente comprendidas a la luz de la teoría de la selección natural en virtud de una complementación entre ésta y la *teoría de juegos* [3].

Debo insistir: una cosa fue ampliar y refrendar el poder explicativo de la teoría de la selección natural, y otra distinta era movilizarla para explicar los más diversos rasgos morfológicos y comportamentales de los seres vivos. Una cosa es mostrar que la selección natural puede construir un ojo, y otra es analizar los más nimios detalles morfológicos y etológicos, muchos de ellos sin ninguna funcionalidad evidente, con base en la sospecha de que esa selección natural está siempre, directa o indirectamente, involucrada en la evolución de los mismos. Es esto último, y no lo primero, lo que funda y orienta al *programa adaptacionista*.

Para entender entonces cómo fue que ese programa se consolidó es necesario trazar una historia distinta de aquella que nos deja ver cómo la selección natural fue reconocida como un factor evolutivo eficaz y capaz de cumplir con el papel que le asigna el darwinismo. Para entender esa consolidación es necesario examinar cómo fue que se desarrolló y legitimó un saber acerca de las complejas relaciones que los seres vivos guardan con su entorno y sobre cómo los diferentes linajes de esos seres responden a los heterogéneos y perentorios desafíos que ese entorno les plantea. Porque fue sobre la base de un saber de esa índole que, como vimos, prácticamente no existía en la historia natural predarwi-

niana y que apenas comenzó a perfilarse después de ella, que pudo afianzarse una visión adaptacionista de las estructuras biológicas. Es para contribuir a la comprensión de esa faceta algo empañada de la historia de la biología evolucionaria que en este último capítulo distinguiré tres vectores de desarrollo del conocimiento biológico que convergieron en el *programa adaptacionista* y condujeron a su consolidación.

El primero de esos vectores lo configuraron las indagaciones de esos naturalistas que continuaron trabajando más o menos dentro de los esquemas ya previstos por Wallace (1889) en *Darwinism* y cuyos *ejemplares*, en el sentido kuhneano del término, habían sido establecidos por los trabajos aquí ya citados de Darwin, Bates y Müller (Cf. Poulton, 1938. pp. 1-10; Huxley, 1965, p. 398 y ss.). El segundo de esos vectores es más tardío y está dado por la genética ecológica de poblaciones (Gayon, 1992, p. 371 y ss.) y por los trabajos que en ese marco propició Edmund Ford (1954). Tal el caso, por ejemplo, de las investigaciones de Kettlewell (1955; 1956a; 1956b) sobre *melanismo industrial* en *Lepidoptera* [4].

Aun así, desde antes del surgimiento de esa genética ecológica de poblaciones, que desde un inicio se enmarcó dentro del espacio disciplinar de la biología evolutiva, la propia ecología fue produciendo, para sí misma, conocimientos, métodos y técnicas de observación y experimentación [5], cuyo perfeccionamiento fue clave para la consolidación del *programa adaptacionista*. Porque fue por la mediación de esos ecólogos que se atrevieron a valerse de dichos conocimientos y métodos para introducir la perspectiva evolucionista en su propia disciplina (Cf. Orians, 1962, p. 262; Lack, 1965, p. 237), y por la repercusión que sus trabajos tuvieron en la biología evolucionaria, que la agenda adaptacionista pudo cobrar la forma y los alcances que hoy tiene. He ahí el tercero de los *tres vectores* a los que antes aludí: el que tiene que ver con el surgimiento de la ecología evolucionaria.

LA CIUDADELA DE POULTON

Como es sabido, en las últimas décadas del siglo XIX y en las primeras del XX, ocurre ese proceso que Julian Huxley (1965[1943], p. 22) llamó "eclipse del darwinismo" (Cf. Bowler, 1985, p. 13). Un nombre quizá no del todo apropiado para referirse a la insatisfacción que

entre muchos naturalistas generaba la idea de que la selección natural pudiese ser considerada como un mecanismo lo suficientemente poderoso como para explicar los procesos evolutivos (Cf. Largent, 2009). De este modo, sin que nadie se atreviese ya a cuestionar seriamente la *tesis de la filiación común*, y sin que los esfuerzos mancomunados por reconstruir el *árbol de la vida* se viesen perturbados o entorpecidos, muchos evolucionistas se empeñaron en buscar mecanismos de cambio evolutivo que pudiesen complementar, y hasta sustituir, a la selección natural. Fueron esos evolucionistas *no seleccionistas*, sobre todo aquellos comprometidos con posiciones *mutacionistas* (Cf. Davenport, 1909 y Osborn, 1909) u *ortogeneticistas* (Cf. Coulter, 1909), los que más se ensañaron con la perspectiva adaptacionista que alentaba a los estudios sobre coloraciones que Poulton y otros naturalistas, como Raphael Meldola (Travis, 2010), bregaban por sostener [6] (Cf. Bowler, 1998, p. 260; 1985, p. 208).

Para los *evolucionistas no seleccionistas*, los estudios sobre coloraciones fomentados por Poulton constituían lo que Gayon (1992, p. 190) caracterizó como *una estrategia de corroboración indirecta de la eficacia de la selección natural*, y por eso intentaban desacreditarlos mostrando su carácter no conclusivo (Cf. Dean, 1902). Sugerían además la plausibilidad de explicaciones alternativas, *no seleccionistas*, de esos fenómenos; sin embargo, en general, sus argumentos sobre ese punto eran puramente negativos y sólo buscaban menoscabar lo que hasta ese momento constituía la única fuente de datos capaces de corroborar la eficacia de la selección natural (Poulton, 1908b, p. 271 y ss.).

Un ejemplo representativo de esa línea de críticas a los resultados obtenidos por la vía de las investigaciones sobre coloraciones, lo constituyen algunos de los argumentos esbozados por Thomas Morgan (1908, pp. 23-4 y pp. 358-360) en *Evolution and Adaptation* [7] (Cf. Bowler, 1985, p. 221; 1989, p. 277). La obra paradigmática de esa contraestrategia antiadaptacionista es *Mimicry in Butterflies* de Reginald Punnett (1915). Su tesis central es el carácter no conclusivo de las explicaciones seleccionistas del mimetismo (Punnett, 1915, p. 153) y su contrapuesta es de carácter *mutacionista* (Cf. Bowler, 1985, pp. 231-2; 1998, p. 263). Además, su presentación general del modo *adaptacionista* o *utilitarista* de razonar, aunque breve, parecía anticipar y condensar todas las críticas de la que fue

objeto el *programa adaptacionista* en el siglo XX, incluida la hoy clásica, y no demasiado esclarecedora, comparación entre la selección natural y el Dios de la teología natural inglesa (Punnett, 1915, pp. 6-7).

Aunque paulatinamente algo afín a la visión adaptacionista se abría paso en los estudios *ecológicos*, también desde ese campo se levantaban voces de duda sobre esa ubicuidad de la adaptación pretendida por los seguidores de Wallace. Una muestra de lo primero podemos encontrarla en *The Animal and its Environment: a Text-book of the Natural History of Animals*, de Lancelot Alexander Borradaile (1923), y un caso muy claro e influyente de lo segundo lo constituye la *opera prima* de Charles Elton (1927), *Animal Ecology*.

Aunque no perseguía el objetivo de discutir la teoría de la evolución, la obra de Borradaile (1923, p. 8) estaba orientada por la suposición de que los seres vivos habían evolucionado en respuesta a las cambiantes exigencias de su entorno biótico y abiótico [8]. Esa idea servía como un *leitmotiv* para procurar y destacar las correlaciones funcionales existentes entre los más diversos rasgos de los seres vivos y las particularidades de los distintos ambientes en los que desarrollaban sus existencias. Sin llegar a una visión que realmente mereciese el rótulo de *adaptacionista*, e incluso más cercana de la *Fisiología de los organismos* de Semper (1881, p. 33) que de las posiciones de Wallace o Poulton, Borradaile mostraba cómo era que los más diversos aspectos de los seres vivos podían tener relevancia en su *economía de vida*. Entre esos aspectos ya contaba como establecidos a los camuflajes, a las coloraciones de advertencia y a las miméticas (Borradaile, 1923., pp. 93-101). Así pues, la obra de Borradaile podía propender a la consolidación del *programa adaptacionista*, en tanto la de Elton, de hecho más influyente (Cf. Petry, 2010, p. 112), parecía apuntar en la dirección contraria.

Elton (1927, p. 181) afirmaba que uno de los mayores argumentos a favor de la teoría de la selección natural se basaba en la presunción de que "todos los animales son simplemente masas de adaptaciones". Entonces, apelando justamente al ejemplo de las coloraciones protectivas y a conocidos casos de dimorfismo donde, dentro de una misma población, se daba tanto la coloración considerada protectora como otra que no lo era, apuntaba que "el hecho de que la adaptación exista en un número de casos

no afecta en modo alguno el hecho de que en ciertos otros casos ella no exista en modo alguno [9]" (Elton, 1927, p. 183). De esta manera, sin negar hechos como los que Borradaile había señalado, Elton (1927, p. vii), que conocía y apreciaba la obra aquí citada de aquel, impugnaba el estricto adaptacionismo propugnado por los seguidores de Wallace y Poulton, entre los que se contaba, su propio orientador Julian Huxley (Cf. Petry, 2010, p. 105). Para Elton (1927, p. 187; 1938, p. 135) era necesario admitir algún mecanismo que explicase la diseminación de caracteres no adaptativos dentro de una población y "la existencia de tantos caracteres aparentemente no adaptativos en los animales [10]" (Cf. Bowler, 1985, p. 233 y 1998, p. 383; Cooper, 2003, p. 47).

Es en el contexto de esas dificultades por las que atravesaba la explicación *adaptacionista* de las coloraciones que tenemos que insertar el comentario que Edgar Roquette Pinto hizo sobre ese tema el 20 de mayo de 1929, cuando la inauguración de una estatua de Fritz Müller en Blumenau. "Todas las viejas explicaciones del mimetismo propuesta en los *tiempos heroicos* del transformismo", decía ahí Roquette Pinto (2000[1929], p. 41), habían *casi* perdido su valor porque, en ese momento, ya nadie aceptaba explicaciones *teleológicas* (i.e., *utilitarias*), y por eso las teorías del mimetismo, sean las de Darwin, de Wallace, de Bates o de Müller, ya no eran "*mais o que dantes foram* [11]". Señalemos que el comentario de Roquette Pinto no era del todo fiel a la verdad: la cuestión del mimetismo distaba mucho de ser *cosa juzgada*. Los seguidores de Müller y de Bates no se daban ni se iban a dar por vencidos; en el momento en el que Roquette Pinto profería su discurso, el juego estaba comenzando a "*virar a favor deles*".

Sus observaciones sobre coloraciones y algunos otros rasgos morfológicos seguían acumulándose (Cf. Carpenter y Ford, 1933, pp. 21-5 y pp. 125-8), y sus modos de razonar y argumentar, como lo muestra Poulton (1938) en "Insect adaptation and evidence of evolution by natural selection", continuaban siendo los mismos que los seguidos por Wallace y por Müller [12]. Edmund Ford, es cierto, contribuyó con un capítulo *mendeliano* a la redacción de *Mimicry* (Carpenter y Ford, 1933, p. 103 y ss.), donde ponía en evidencia la convergencia entre *mendelismo* y teoría de la selección natural que se venía gestando desde fines de la primera década del siglo XX (Cf. Gayon, 1992, p. 313). Con todo, el tono general el modo de

argumentación de esa obra, definido por Capenter y no por Ford, sigue siendo el mismo que encontramos en los escritos de Poulton o de Wallace.

Se trata, como lo dice el propio Geoffrey Douglas Hale Carpenter, de un modo de razonar que es propio del naturalista de campo (Carpenter y Ford, 1933, p. viii), y es desde la autoridad que le dan las *botas embarradas* que rechaza las críticas de los detractores de las tesis que en ese libro serán defendidas:

> Una crítica que ha sido hecha es que el mimetismo es el producto de la imaginación de un *filósofo de sillón*. De hecho, lo inverso es lo verdadero: el primer hombre que describió y explicó el fenómeno fue un renombrado naturalista de campo que se formó sus opiniones a partir de ejemplos vivientes. Las objeciones a la teoría han emanado copiosamente desde el sillón, pero no las observaciones en las que ella está fundada [13] (Carpenter y Ford, 1933, p. 3).

Puede decirse que la mayor parte del libro, sobre todo la segunda parte, es un conjunto de instrucciones sobre qué evidencias buscar, y sobre cómo *cruzarlas* entre sí, para establecer genuinos casos de mimetismo.

De todos modos, el antagonismo entre los *naturalistas de campo* defensores de las explicaciones *darwinistas* del mimetismo y sus críticos *à la* Punnett se mantuvo estático y monótono como una guerra de trincheras, hasta el momento en el que la *nueva síntesis* comenzaba a perfilarse claramente en el horizonte de la *biología evolucionaria*. De eso testimonian dos obras *antiseleccionistas* como *Evolution*, de Franklin Shull (1936) y *The Variation of Animals in Nature*, de Guy Robson y Owain Richards (1936).

Las críticas que en la primera se ejercían contra las explicaciones adaptacionistas de las coloraciones, y que llevaban a su autor a afirmar que debían "ser desechadas como productos de la fantasía pertenecientes a tiempos faltos de crítica [14]"(Shull, 1936, p. 146), fueron respondidas por Carpenter (1937) en un artículo publicado en *Science*, al que rápidamente le seguiría la réplica de Shull (1937). Lo que ese cruce de argumentos denuncia es cierta incongruencia entre los objetivos de los proponentes y oponentes de las explicaciones darwinianas de las coloraciones. Los primeros simplemente asumían la teoría de la selección natural y la aplicaban en lo

que, a la luz de dicha teoría, se mostraba como un campo fértil para investigar las relaciones entre la evolución de las formas y las exigencias de la *lucha por la existencia*. Para ellos, dada y asumida dicha teoría, la hipótesis del mimetismo constituía la mejor explicación posible de muchas coloraciones (Cf. Poulton, 1928, p. 182). Sus oponentes, en cambio, querían discutir si, además de poder recibir una explicación plausible en términos de la teoría de la selección natural, esas coloraciones constituían una corroboración fehaciente de dicha teoría.

Dentro de la *ciudadela de Poulton*, las investigaciones sobre coloraciones se desarrollaban como un fecundo ejercicio de *ciencia normal* darwiniana. Cada coloración era considerada como un *rompecabezas adaptacionista* que se presuponía soluble según las coordenadas indiscutidas de la teoría de la selección natural, que podían estar o no complementadas por la teoría de la selección sexual. Fuera de ese ámbito, los resultados de esas investigaciones eran generalmente juzgados en virtud de su capacidad de proveer evidencias que permitiesen confirmar la teoría que les daba soporte, y eso era algo que dichos resultados no parecían conseguir. La línea de investigaciones sobre coloraciones impulsada por Poulton era heurísticamente fértil, pero carecía de *fuerza probatoria*.

De hecho, y como lo recordé en la sección anterior, la legitimación de la explicación por selección natural de los cambios evolutivos no vino por ahí, y sí por la mediación de esa confluencia entre *mendelismo* y teoría de la selección natural que posibilitaron los trabajos de Fisher, Wright, Haldane y Dobzhansky (Cf. Bowler, 1985, pp. 233-4). Éstos, para usar una imagen *hollywoodiana*, fueron la caballería que salvó al bastión de Poulton de un sitio que sus defensores, por sí mismos, por la fuerza de sus propios métodos, no parecían poder romper. La batalla por la selección natural se ganó en el campo de los conceptos y en los laboratorios; no se decidió donde la trataron de sorprender y poner en evidencia los naturalistas de campo.

Insisto en que no obstante el hecho de mostrarse insuficientes como *estrategias de corroboración indirecta* de la selección natural, las *investigaciones adaptacionistas* de los darwinistas *à la Poulton*, nunca se detuvieron. Eso se percibe incluso en la obra de Guy Robson y Owain Richards que mencioné poco más arriba. Ahí son

discutidas y criticadas las explicaciones *adaptacionistas* de las semejanzas protectivas (Robson y Richards, 1936, pp. 233-242), de las coloraciones de advertencia (Robson y Richards, 1936, pp. 243-251) y del mimetismo (Robson y Richards, 1936, pp. 251-265). También ahí son analizadas explicaciones semejantes para otros rasgos morfológicos, que algunos naturalistas se estaban atreviendo a proponer (Robson y Richards, 1936, pp. 265-271 y pp. 283-309). Eso nos permite ver cómo, poco a poco, y pese a la andanada permanente de críticas, la línea de razonamiento *adaptacionista* era extendida más allá de las simples coloraciones [15]. A pesar de ello, tanto en lo que atañe a esos aspectos menos explorados como en lo concerniente a las coloraciones, la conclusión de Robson y Richards (1936, p. 313) es idéntica a la de Punnett: las explicaciones *adaptacionistas* de esas peculiaridades morfológicas no resultaban convincentes y los rasgos por ellas destacados podrían ser explicados sin suponer que se trataba de adaptaciones (Cf. Bowler, 1985, p. 233).

BATES REDIMIDO

Esa posición, con todo, se hacía a cada momento menos sostenible: los mecanismos de cambio evolutivo alternativos a la selección natural propuestos durante ese periodo que Julian Huxley caracterizó como de *eclipse del darwinismo* —aludo a la *ortogénesis* y a aquellos enarbolados por *mutacionistas* y *neolamarckianos* (Cf. Bowler, 1989, p. 246 y ss.)— no terminaban por mostrarse plausibles y sus defensores eran cada vez menos. Además, los desarrollos de la genética de poblaciones tendían a mostrar que, por lo menos desde un punto de vista teórico, esos mecanismos alternativos eran prescindibles y que, en principio, todo podía ser explicado en la base de un esquema que combinase la ocurrencia de pequeñas variaciones sometidas a una legalidad mendeliana, con otros factores como migración, deriva genética y, sobre todo, selección natural y sexual (Cf. Bowler, 1989, p. 311 y ss.; Gayon, 1992, p. 314 y ss.). Así, los reparos teóricos contra los trabajos de Poulton y sus seguidores se iban atenuando, y las explicaciones adaptacionistas, aunque siempre difíciles de corroborar, comenzaron a verse como la primera hipótesis a ser considerada para

explicar la filigrana de muchas coloraciones y de otras peculiaridades morfológicas.

Las investigaciones sobre coloraciones desarrolladas desde un punto de vista adaptacionista estaban conquistando su postergado reconocimiento teórico. En 1940, Hugh Cott (1940) pudo compilar, sistematizar y ampliar los resultados que hasta ese momento habían sido obtenidos en ese campo, presentándolos, en *Adaptive Coloration in Animals*, como un saber efectivo y ya legitimado (Cf. Huxley, 1965[1943], p. 395; y Caro, Merilaita, et al., 2008, p. 136 y ss.). Además, esa legitimación de la perspectiva adaptacionista y de los resultados alcanzados mediante su adopción, no se limitó al campo de los estudios sobre coloraciones. Como ya lo apunté al referirme a *The Variation of Animals in Nature* de Robson y Richards, había también algunos naturalistas que se aventuraban a analizar otros rasgos morfológicos, e incluso etológicos, desde esa misma perspectiva adaptacionista, cuyos resultados también se vieron refrendados por esos cambios teóricos que venían a rehabilitar a la selección natural. Esto queda de manifiesto en la reseña de algunos de esos trabajos que Huxley hace en el capítulo octavo de su obra *Evolución* de 1943.

"Durante algunos años —dice Huxley (1965[1943], p. 393) en el inicio de ese capítulo— la moda entre ciertas escuelas de pensamiento biológico fue despreciar el estudio o hasta negar el hecho de la adaptación", pero "quien trabaja en plena naturaleza puede reírse de los incrédulos que desprecian la significación adaptativa de las coloraciones miméticas o protectoras y de las actitudes de amenaza". En las páginas siguientes justificará ese comentario no sólo citando las observaciones sobre coloraciones y conformaciones protectoras que naturalistas como G. Carpenter, H. Cott, F. Süffert, J. Cornes y E. Ford habían realizado en los quince años anteriores, sino enumerando observaciones y análisis de cuño adaptacionista que otros naturalistas como A. Miller, H. Böcker, W. Engels, P. Buxton, F. Wood-Jones, C. Stonor, E. Cameron, R. Blair, B. Tücker, W. Thompson, G. Ranger, y el propio J. Huxley, habían realizado en ese mismo periodo sobre los más variados aspectos morfológicos y etológicos de todo tipo de seres vivos. Ahí está incluido, por ejemplo, el trabajo que Frederic Wood-Jones publicó en 1939 sobre el *pulgar del panda*[16] (Huxley, 1965[1943], p. 407).

A estas alturas, evidentemente el *programa adaptacionista* ya comenzaba a dar muestras de consolidación. La *segunda agenda darwiniana* ya se insinuaba como *una promisoria industria de papers*. Es verdad que no era aún tan respetada como el *programa filogenético*, esa primera agenda darwiniana que consagrada ya en el siglo XIX continuaba produciendo resultados, ni tampoco gozaba de ese prestigio de ciencia innovadora y rigurosa que la genética de poblaciones estaba conquistando. El *programa adaptacionista* seguía siendo un asunto de naturalistas al estilo de Fritz Müller, y eso no dejaba de constituir un estigma (Cf. Bates, 1950, p. 7; 1960, p. 547). Aun así, ya pocos dudaban que el estudio de la adaptación era una parte necesaria de la biología evolucionaria, y eso se percibe en el capítulo sobre ese tema de la obra de Marston Bates (1950, p. 204 y ss.), *The Nature of Natural History*. Ahí se examinan las dificultades que ese estudio conlleva, pero su pertinencia o necesidad ya no constituye un asunto que deba discutirse.

Las investigaciones sobre el posible carácter adaptativo de los más diversos detalles de estructura de los seres vivos, así como la formulación y evaluación de explicaciones relativas a cómo y a partir de qué estructuras preexistentes la selección natural pudo llegar a producirlas, devinieron un capítulo legitimado y reconocido de la *biología evolucionaria* (Cf. Caro, 2005a). Dentro de éste las investigaciones sobre coloraciones continuaron desarrollándose tal y como Wallace lo había previsto en *Darwinismo*, tanto en el periodo inmediatamente posterior a la consolidación de la nueva síntesis (Cf. Tinbergen, 1986[1958], p. 79; Caro, Hill, et al., p. 161), como a lo largo de toda la segunda mitad del siglo XX [17] y también en lo que va del siglo XXI [18]. Como sea, pese a su incipiente consolidación, lo cierto es que, a fines de la década de 1940, el *programa adaptacionista* tenía todavía una importante batalla que afrontar.

PERO LA SELECCIÓN NATURAL ES MÁS FUERTE

Dentro de la misma *genética de poblaciones*, cuyos desarrollos habían silenciado a los detractores más encarnizados del *programa adaptacionista*, no dejaban de surgir algunos reparos que parecían ir en demérito de esa supuesta ubicuidad de la adaptación, que Huxley (1965 [1943], p. 393) daba por descontada. Muchas variantes o peculiaridades morfológicas podían haberse difundido y

fijado en algunas especies, o en poblaciones dentro de una especie, sin que la selección natural o la selección sexual, hubiesen tenido un papel en ello. La *deriva genética* también podía haber incidido ahí. Fisher había previsto que eso podía ocurrir en poblaciones pequeñas (Depew y Weber, 1995, p. 275), y Sewall Wright (1997 [1932], pp. 35-7) propuso un modo de entender el cambio evolutivo que le otorgaba un papel central a ese elemento de contingencia [19] (Cf. Andrade, 2007, p. 227). Si bien las tesis de Wright (1997[1932], p. 38; 1960, p. 466) no avanzaban a una impugnación de la importancia de la selección natural como agente del cambio evolutivo [20], el hecho es que permitían plantar la sospecha de que muchas explicaciones adaptacionistas podrían ser sólo una *racionalización*, forzada e ingenua, de lo que no era más que el fruto de una contingencia (Cf. Ruse, 2006, pp. 148-150).

Eso imponía alguna cautela en el recurso a las *explicaciones adaptacionistas*, cautela que se percibe claramente en la obra de David Lack (1947), *Darwin's Finches*. Su objetivo era el de reconstruir la filogenia de los pinzones de Galápagos (Lack, 1947, p. 102), intentando sugerir algunas hipótesis sobre los mecanismos involucrados en ese proceso de radiación filética (Lack, 1947, pp. 161-2). Aunque la obra obedece a una lógica darwinista reforzada por la idea de la *exclusión competitiva* formulada por Gause (1934), y no obstante que la posible explicación *seleccionista* de las diferencias morfológicas entre los géneros, subgéneros, especies y subespecies del grupo estudiado siempre sea considerada (Lack, 1947, p. 62), las conclusiones de Lack a ese respecto distan mucho de ser taxativas. Para el caso de las diferencias entre los picos de las diferentes especies, este autor (1947, pp. 60, 64 y 72) tiende a aceptar una explicación adaptacionista fundamentada en el conocimiento de las diferentes formas de alimentación. Pero cuando se trata de explicar las diferencias en los picos y en la envergadura de las alas que se registran entre las poblaciones de una misma especie que se dan en las diferentes islas del archipiélago, Lack (1947, pp. 77-9) preserva esa explicación únicamente para el caso de las diferencias más marcadas entre el tamaño de los picos y desiste de hacerlo en los otros casos.

No todas las peculiaridades morfológicas de una especie o subespecie, parece estar reconociendo Lack (1947, p. 122), pueden o precisan ser entendidas como adaptaciones, y para reforzar su

posición, que por otra parte confirma lo que Mayr (1942, p. 86) había dicho al respecto en *Sistematics and the Origin of Species* (Cf. Gould, 2002, p. 534-5), apela, aunque no exclusivamente, a las tesis de Sewall Wright (1997 [1932], p. 39). Éste, dice Lack (1947, p. 124), "mostró que si la población de una isla es lo suficientemente pequeña", puede ocurrir que en ella, *accidentalmente*, "mutaciones ligeramente favorables sean eliminadas y mutaciones ligeramente desfavorables se establezcan", y "de esa manera dos poblaciones pequeñas de una misma especie pueden adquirir diferencias genuinamente no adaptativas [21]". Lo interesante es que esa actitud de recelo que Lack trasunta en 1947 para con las *explicaciones adaptacionistas*, desaparece en 1961, y su prefacio a la segunda edición de *Darwin's Finches* suena a una retractación por esa falta de fe en el *darwinismo ortodoxo*.

Lack (1983[1961], p. xii) dice ahí que en 1944, cuando el libro había sido escrito, la creencia generalizada era que "casi todas las diferencias entre subespecies de una misma especie, y entre especies muy próximas dentro de un mismo género, carecían de significación adaptativa". En contrapartida, "dieciséis años después —según él mismo nos explica— es generalmente aceptado que todas, o casi todas, las diferencias específicas y subespecíficas son adaptativas", y por eso en ese momento parecía probable que "si mejor conocidas, la mayoría de las diferencias aparentemente no adaptativas entre los pinzones de Darwin, acabasen mostrándose como siendo efectivamente adaptativas". Algo había cambiado en las posiciones de Lack y algo parecía haberse modificado en toda la biología evolucionaria, y aunque Gould (2002, p. 518 y ss.) diría que lo que había ocurrido en esos quince años que separan ambas ediciones del libro de Lack fue el *endurecimiento de la síntesis*, a mí me parece mejor decir que lo ocurrido tiene que ver con los desarrollos de la *genética ecológica de poblaciones* liderados por Edmund Briscoe Ford.

Ya me referí a Ford en virtud de su contribución en la redacción de *Mimicry*. Conocedor de los desarrollos de Fisher, aquel autor se contó entre los primeros *naturalistas* que comenzaron a insistir sobre la relevancia del mendelismo para la *biología evolutiva* y en la compatibilidad entre esa perspectiva sobre la herencia y la teoría de la selección natural (Cf. Ford, 1938, p. 52). Sus mayores contribuciones fueron los estudios de campo tendientes a mostrar

la eficacia de presiones selectivas efectivas en la evolución de poblaciones naturales [22] (Cf. McIntosh, 1985, p. 260; Ruse, 1996, p. 340). Dichos estudios, desarrollados por él mismo o por sus seguidores de renombre, como Philip Sheppard, Arthur Cain y Henry Kettlewell en la década del cincuenta (Cf. Ruse, 1996, p. 340 y 2006, p. 20; Gouyon, et al., 1997, p. 126), parecían tener un único y reiterado objetivo: confirmar las tesis adaptacionistas de Fisher y confutar las de Sewall Wright [23] (Ruse, 1996, p. 341; Shanahan, 2004, p. 134). "Asumiendo una posición fuertemente seleccionista —dice Michael Ruse (1996, p. 340)— Ford constantemente reiteró el tema de que el mundo de los organismos muestra una ventaja biológica adaptativa ubicua", y entre sus grandes logros se contó haber confirmado empíricamente la predicción de Fisher sobre la posibilidad de la selección natural al sustentar un *polimorfismo estable* dentro de una misma población (Cf. Ford, 1954, p. 106; Ruse, 1996, p. 341).

Para quienes son dados a las especulaciones metafísicas o a las grandes teorizaciones cosmológicas, eso puede parecer poco importante. Sin embargo el *poliformismo* de algunas poblaciones, recordemos a Elton, era una de las evidencias que más a menudo se esgrimían en contra de las explicaciones darwinistas de las coloraciones. Si la forma considerada adaptativa era explicada por selección natural, nunca quedaba muy en claro por qué, en muchas situaciones, se preservaban formas que diferían de ella. Tal vez ese polimorfismo, que ya había incomodado a los seguidores de Poulton (Cf. Carpenter y Ford, 1933, p. 115 y ss.; Robson y Richards, 1936, p. 126), fuese una prueba de que la contingencia, la *deriva* de Wright, también jugaba cartas importantes en la evolución (Millstein, 2009).

Por esa razón, el hecho de haber propuesto y confirmado empíricamente, recurriendo a complejos dispositivos de observación y experimentación en campo [24] (Cf. Ford, 1981, p. 90 y ss.), varias explicaciones seleccionales posibles que se cumplían en diferentes condiciones de ese polimorfismo, fue una contribución importante de Ford y sus seguidores [25] (Cf. Gouyon, et al., 1997, p. 129 y ss.). Una contribución que no sólo despejaba una *vieja anomalía*, sino que, además, ponía en evidencia la complejidad, la variedad y el entrelazamiento de los regímenes selectivos y suge-

ría técnicas y estrategias para seguir estudiándolos [26] (Cf. Sepúlveda, et al., 2010, p. 166).

Más allá de funcionar como corroboraciones del poder de la selección natural (Gayon, 1992, p. 371 y ss.), los trabajos de Ford *y sus muchachos* mostraron cómo hipótesis alternativas sobre presuntas presiones selectivas podían ser evaluadas y cómo podía obtenerse un conocimiento confiable sobre los factores involucrados en la conformación de esas presiones. Un buen ejemplo de ello lo constituyen los resultados que Kettlewell (1955; 1956a; 1956b) obtuvo sobre el *resonante caso* del *melanismo industrial* en *Lepidoptera* (Cf. Caponi, 2003b, pp. 71-2). Éstos pueden ser interpretados como argumentos sobre el poder de la selección natural (Lubchenko y Real, 1991, p. 719), aunque también pueden ser considerados como estrategias para determinar cuáles son las presiones selectivas efectivamente involucradas en esos cambios de coloraciones (Cf. Hagen, 1999; Rudge, 1999 y 2009).

Los temas analizados por los seguidores de Ford guardaban una estrecha continuidad con los estudiados por los seguidores de Poulton: las coloraciones protectoras proveían la mayor parte de los casos estudiados por la genética ecológica [27] (Cf. Sheppard, 1973[1958], pp. 163-194). Cabe destacar que tanto los recursos matemáticos y los fundamentos genéticos usados en el planteo de los problemas, así como los métodos de observación y experimentación usados para resolverlos, eran totalmente innovadores y mucho más conclusivos que los usados por los naturalistas de la primera mitad del siglo. Con ellos, la propia naturaleza se transformaba en algo semejante a las *cajas de poblaciones* inventadas por Philippe L'Héritier y Georges Teissier en 1932 (Gayon, 1992, p. 380) y sistemáticamente usadas por Dobzhansky en sus investigaciones experimentales (Gayon, 1992, p. 383; Caponi, 2003b, pp. 84-6). Así, aunque los pinzones de Galápagos no sean mariposas británicas, los resultados obtenidos sobre éstas y también sobre los caracoles ingleses (Cf. Ford, 1975, p. 195 y ss.; 1980b, p. 45 y ss.), podían dar claves sobre cómo despejar incógnitas como las que habían hecho vacilar a Lack.

Los *años Ford* fueron, por eso, los años de consagración de la perspectiva adaptacionista (Ruse, 1996, p. 457; Shanahan, 2004, pp. 134-5). Ahora Huxley (1959, p. 167) podía por fin asegurar que "prácticamente todos los caracteres de un animal son adaptativos, o

en otros términos, que han sido moldeados por selección natural como para cumplir una función especial", sin que por eso se lo acuse de simplista o ingenuo, y fue ese el espíritu que animó las conmemoraciones del primer centenario de la publicación de *Sobre el origen de las especies* (Cf. Gould, 2002, p. 570 y ss.; Amundson, 2005, p. 198 y ss.). Si hay algo que refleja claramente el adaptacionismo agresivo, y hasta petulante, que se había instalado entre muchos evolucionistas de ese momento, eso es, sin duda, el artículo "The perfection of animals", publicado por el *fordista* Arthur Cain en 1964.

Dicho artículo parte de un presupuesto que es casi un eco de Wallace: "si nosotros, personalmente, no podemos ver cualquier significado adaptativo o funcional en un rasgo, eso se debe más a nuestra ignorancia abismal que al hecho de que ese rasgo sea realmente no adaptativo, selectivamente neutral o carente de función [28]" (Cain, 1989[1964], p. 4). Además de eso, Cain (1989[1964], p. 11) también critica los reparos del propio Darwin (1859, p. 434) sobre la pertinencia de explicar en términos utilitarios la presencia en una forma actual de rasgos heredados de su forma ancestral (Cf. Shanahan, 2004, p. 137). Para Cain (1989[1964], p. 12) esos reparos de Darwin eran un residuo de las tesis de Owen y, a su entender (Cain, 1989[1964], p. 26), podían ser superados si se asumía que la selección natural era una fuerza lo suficientemente potente como para no dejar nada intacto y ajeno a su constante y perentorio escrutinio (Cf. Shanahan, 2004, p. 136).

Si bien es cierto que en los fines de la década de los cincuenta y a inicios de la de los sesenta, el *programa adaptacionista* se había consolidado y legitimado como un capítulo central y reconocido de los estudios evolucionistas para entender cómo pudo desarrollarse y ampliarse más allá de los límites de la *genética ecológica de poblaciones*, es necesario considerar la entrada en juego de otros actores. Las investigaciones de Ford y sus seguidores, es verdad, habían mostrado que las *indagaciones adaptacionistas* tenían un sustento teórico y observacional muy sólido, y podían ser conducidas con el mismo rigor metodológico que una investigación de laboratorio. Aun así, la estrategia metodológica por ellos usada presentaba una cierta limitación (Gouyon, et al., 1997, p. 132). Suponía el previo conocimiento de las bases genéticas de los caracteres analizados [29] y eso no siempre es posible a la hora de

analizar rasgos complejos, como el tamaño corporal, el tamaño medio de las camadas, o incluso coloraciones y otros rasgos morfológicos que no obedecen a un padrón mendeliano simple (Collins, 2000[1986], p. 297).

Por eso, para que el *análisis adaptacionista* de ese tipo de cuestiones conquistase una confiabilidad y una estandarización más o menos próxima a la que había conseguido la genética ecológica de poblaciones, fue necesario que los propios ecólogos se decidiesen a aplicar, y a adecuar, a los estudios evolucionistas toda la parafernalia metodológica que habían desarrollado y perfeccionado desde inicios del siglo XX. Eso sólo comenzó a ocurrir a fines de la década de los cincuenta con el surgimiento de la ecología evolucionaria.

LA ECOLOGÍA EVOLUCIONARIA

A pesar de que Haeckel fue quien amonedó el término *ecología*, lo cierto es que, como pertinentemente lo señaló Pascal Acot (1988, p. 46), aunque "*hoy* sea posible considerar al darwinismo como una teoría ecológica de la evolución de las especies, de ahí no se sigue que pueda considerarse legítimamente a la ecología de fines del siglo XIX como una teoría darwiniana de las relaciones entre el viviente y su medio" (Cf. Bates, 1960, p. 547 y Ledesma Mateos, 2000, p. 566). De hecho, el dominio de estudios que a fines del siglo XIX comenzaba a ser designado con ese nombre, guardaba más continuidad con la *Geografía de las plantas* de Humboldt (1805) o con la *Geografía botánica* de Alphonse de Candolle (1855), que con la biogeografía darwiniana [30] (Cf. Acot, 1988, pp. 51-2. Drouin, 1993, p. 84); en general, se aproximaba más a una *fisiología de extramuros* [31], que a los estudios sobre mimetismo de Bates, Müller y Poulton. Y fue ese enfoque *fisiológico* el que prevaleció en la *ecología* de las primeras décadas del siglo XX [32].

La obra de Clements (1905), *Research Methods in Ecology* es una muestra de eso y lo mismo puede decirse de la mayor parte de los capítulos de la ya citada *The Animal and the Environment*, de Lancelot Borradaile. En todos los casos, por otra parte, la *historia de la naturaleza* apenas, o nunca, entraba en consideración; los ecólogos tendían a ver los fenómenos biológicos como conformando un orden estable y recurrente, cuyos actores estaban

predeterminados a jugar los papeles que en cada situación debían jugar (Bates, 1960, p. 548).

Con todo, y más allá del hecho de que la ecología se haya desarrollado inicialmente en función de objetivos que eran distintos a los de la biología evolucionaria, e incluso diferentes de aquellos objetivos perseguidos por el incipiente *programa adaptacionista*, lo cierto es que los inevitables entrecruzamientos entre ambos dominios disciplinares no demoraron en ocurrir [33]. La ya citada obra de Georgy Gausse, *The Struggle for Existence*, es un ejemplo de ello, y otro lo es la también ya mencionada, y decisiva, *Animal Ecology* de Charles Elton. La primera de estas dos obras, es cierto, no trata de la problemática evolutiva, pero aun así destaca un punto de contacto crucial entre ecología y biología evolucionaria (Cf. Bowler, 1998, p. 390; Cooper, 2003, pp. 51-2). La obra de Elton, por su parte, aun conllevando una actitud crítica hacia la teoría de la selección natural, plantea claramente la necesidad de un diálogo entre ambas disciplinas. Pese a ello, una cosa es el diálogo y el reconocimiento de puntos de contacto entre las dos disciplinas, y otra cosa es una confluencia entre ellas como la que ocurrió con el surgimiento de lo que se dio en llamar *ecología evolucionaria* (Cf. Mayhew, 2006).

Dicha confluencia, pese a haber sido tempranamente avizorada por John Baker (1938, pp. 161-163), y a pesar de que el trabajo de Lack sobre los *Pinzones de Darwin* haya significado un gran paso en esa dirección (Cf. Collins, 2000[1986], p. 293), sólo se sustanció hacia fines de la década de 1950 e inicios de la década de 1960 (Cf. Collins, 2000[1986], p. 294; Futuyma, 1986, p. 307). Un signo de esa demora podemos encontrarlo en el hecho de que la ecología no se cuenta entre las disciplinas que inicialmente convergieron en la articulación de la *nueva síntesis* (Futuyma, 1986, p. 305). Gayon (2009, p. 1) menciona a Lack entre los protagonistas de ese proceso y Mayr (1980, p. 42) lo cita como participante del encuentro que los *arquitectos* de la síntesis realizaron en Princeton en enero de 1947, lo que hace pensar en un vértice ecológico de la *nueva síntesis*. No obstante, es significativo que en los simposios sobre la fundación de la síntesis, que el propio Mayr presidió en 1974, no haya estado previsto ningún lugar para la discusión del papel que la ecología podría haber tenido en ella. Hubo sesiones

sobre genética, morfología, sistemática, paleontología, y hasta sobre citología y embriología, pero ninguna sobre ecología [34].

No es de extrañar que la ecología evolucionaria haya comenzado a perfilarse hasta fines de los cincuenta. Ecología y evolución engranan, se entrelazan, en la selección natural (Bates, 1960, p. 547; Futuyma, 1986, p. 306), y el poder que ésta podía tener como factor capaz de modelar las poblaciones naturales sólo quedó definitivamente establecido y elucidado en esa década con los ya mencionados desarrollos de la genética ecológica de poblaciones (Futuyma, 1986, p. 307). Estos desarrollos no sólo confirmaban la eficacia de una fuerza que podía ser importante para entender los fenómenos que le interesan al ecólogo, sino que ponían a la selección natural dentro de parámetros espaciales y temporales más próximos a los que la ecología estaba acostumbrada a manejar. Con Dobzhansky la selección natural se dejó ver fuera del tiempo geológico y se recluyó en una caja de vidrio. Con Ford (1960), en cambio, se mostró en dimensiones que tanto temporal cuanto espacialmente eran ecológicamente accesibles y relevantes (Cf. Collins, 2000[1986], p. 294; Futuyma, 1986, p. 309). Fue entonces que un número creciente de ecólogos comenzó a apelar sistemáticamente a la selección para explicar gran parte de los fenómenos que les interesaban.

El *paper* publicado por Gordon Orians en 1962, "Natural selection and ecological theory", que es donde aparece en público la expresión "ecología evolucionaria" (Orians, 1962, p. 262; Collins, 2000[1986], p. 294), es quizá el *manifiesto* de esa ecología escrita en clave darwinista (Orians, 1962, p. 260). En éste la distinción entre *explicaciones evolutivas* por *causas remotas* y *explicaciones funcionales* por *causas próximas*, que Mayr (1961) acababa de recuperar [35], es usada para establecer una línea demarcatoria que atraviesa toda la ecología y que define el territorio y los derechos de la ecología evolucionaria (Cf. Collins, 2000[1986], p. 296 y ss.; Futuyma, 1986, p. 307). Dije *manifiesto* y no *programa*: a esa altura la ecología evolucionaria, aun sin haber recibido ese nombre, ya era una realidad; Orians (1962, p. 261) puede entonces referirse a los trabajos de Lack (1954a; 1954b) y de otros investigadores como referencias de ese nuevo espacio disciplinar en el que muchas líneas prexistentes de investigación podían confluir.

El propio Lack (1965, p. 237), por otra parte, tampoco tardó en asumir explícitamente las tesis de Orians sobre la especificidad de la ecología evolucionaria [36], y en enero de 1965, en ocasión de su discurso como presidente de la British Ecological Society, defendió vehementemente ese dominio de estudios, apuntando tanto la especificidad y la pertinencia de sus problemas (Lack, 1965, pp. 238 y 244), como la peculiaridad de los métodos y estrategias de investigación de campo que había que seguir para abordarlos (Lack, 1965, p. 239 y 244). Métodos y estrategias con los cuales Lack no había podido contar en su investigación sobre los pinzones de los años cuarenta, y que sí estuvieron después disponibles para Peter Grant (1984; 1998; 1999).

Métodos y estrategias que, además, Lack sabía que no podían ser los mismos que los usados por la genética ecológica de poblaciones. "Ocupada principalmente con adaptaciones complejas dependientes de numerosas estructuras, mecanismos fisiológicos y cadenas de comportamiento", la ecología evolucionaria, decía Lack (1965, p. 238), tenía que estudiar fenómenos cuyas bases genéticas eran muy complejas y por eso muy diferentes de aquellas estudiadas por Ford (1960) y sus seguidores (Cf. Collins, 2000[1986], p. 297). Esas bases debían poder ser presumidas (Lack, 1954b, p. 145) aunque no siempre podían ser determinadas, y por eso otras precauciones metodológicas debían ser tomadas para que los estudios de campo de la ecología evolucionaria no incurriesen en los errores que, según Lack (1965, p. 243), habían cometido los naturalistas que habían desarrollado los primeros trabajos sobre coloraciones.

Sin duda la nota más saliente de esa alocución de Lack (1965, p. 238 y p. 244) reside en el compromiso indisoluble que, a su entender, existía entre ecología evolucionaria y teoría de la selección natural. Ésta aparece ahí, al igual que en el *paper* de Orians (1962, p. 262), como la teoría fundamental de ese campo de estudios, como su clave articuladora (Lack, 1965, p. 244). Eso corrobora el comentario de Futuyma (1986, p. 307): "la nueva ecología evolucionaria vio la mano de la selección natural por todas partes". Ver la mano de la selección en todas partes es lo mismo que ver adaptaciones en todas partes, y por eso puede decirse que la ecología evolucionaria es ya, en gran medida y por sí misma, una expansión del *programa adaptacionista* [37].

No debe quedar la impresión de que Orians, Lack o George Evelyn Hutchinson [38] (1959; 1965), para mencionar a otro protagonista importante de este proceso de integración entre ecología y biología evolucionaria, hayan estado pensando que toda estructura biológica pasible de ser entendida como una adaptación fuese asunto de la ecología evolucionaria (Futuyma, 1986, p. 307). Ellos no entendían la convergencia entre ecología y biología evolucionaria en el sentido global en que la entendía Marston Bates (1960, p. 547). Para Orians, Hutchinson y Lack, los fenómenos a ser estudiados por la ecología evolucionaria tenían una cierta especificidad, y aquellos eran más o menos los mismos que los apuntados por Elton (1927, p. vii) cuando describía su libro *Animal Ecology* como ocupado con una *sociología* y una *economía de los animales* que dejaba de lado el estudio de las adaptaciones morfológicas analizadas por Borradaile en *The Animal and its Environment* (Cf. McIntosch, 1985, p. 89; Petry, 2010, p. 105).

Orians (1962, p. 257) y Lack (1965, p. 244) aluden particularmente a la distribución y a la densidad de las poblaciones animales, y Hutchinson (1959, pp. 149-150) trabajaba sobre los factores que determinaban la biodiversidad presente en las redes tróficas (Cf. Cunico, 2010, p. 137). Todos ellos se ocupan de una cuestión clásica de la ecología: los factores que determinan la presencia o la ausencia, la abundancia o la escasez, de una especie en una región (Cf. Petry, 2010, p. 114). Ahora bien, lo que era peculiar en esos trabajos era la idea, previamente poco considerada (Bates, 1960, p. 548), de estudiar esos fenómenos entendiéndolos como el resultado de procesos evolutivos pautados por la selección natural.

Lack (1965, p. 244) hablaba de *adaptaciones ecológicas* y con ello quería referirse a rasgos como el tamaño de las camadas (Lack, 1965, pp. 239-240), la distancia entre los nidos (Lack, 1965, p. 241), las épocas de crías (Lack, 1965, p. 242), o las tasas reproductivas (Lack, 1954b) que se daban en una determinada especie de aves. Rasgos que no pueden ser caracterizados como *morfológicos* y que están más inmediata y evidentemente vinculados con el aprovechamiento de los recursos energéticos disponibles para cada población, entendida como subsistema de una comunidad, de lo que podrían estarlo, por ejemplo, las coloraciones u otras particularidades morfológicas individuales que pueden facilitar comportamientos de caza o de fuga. El *punto fuerte* de Lack (1965, p. 244)

era justamente el mostrar que, contrariamente a lo sugerido por algunos ecólogos (Cf. Emerson, 1960, p. 342; Nicholson, 1960, p. 519), esos aspectos poblacionales, esas *adaptaciones ecológicas*, podían y debían ser explicadas como efecto de la clásica selección individual darwiniana (Cf. Futuyma, 1965, p. 308; Cooper, 2003, pp. 58-9) del mismo modo en el que ocurriría con una coloración protectiva.

Lack, lo subrayo, no hubiese considerado a los estudios sobre mimetismo como parte de la ecología evolucionaria. Para él, a diferencia de lo que dos autores como Keller y Golley (2000, p. 243) podrían decir casi cuarenta años después, el "estudio del papel de las astas de los grandes rumiantes como el alce" tampoco sería asunto de dicha disciplina. Por eso, los trabajos etológicos de Niko Tinbergen (1954; 1960) no eran, según Lack (1965, p. 243), contribuciones específicas a la ecología evolucionaria. Dichas investigaciones, por ejemplo, aquella sobre el significado adaptativo de la *eliminación de la cáscara del huevo* por la gaviota reidora común (Cf. Slater, 1988, p. 153), cuyos resultados Tinbergen ([1961]1975) comenzó a publicar en 1961, pueden considerarse como uno de los trabajos fundacionales de ese *coto de caza* del *programa adaptacionista* hoy llamado *ecología comportamental* [39]; pero cuando Lack y Orians hablaban de *ecología evolucionaria* no estaban pensando en nada de eso.

De hecho, creo que Lack y Orians se sorprenderían con el contenido de un libro como el de Bridget Stutchbury y Eugene Morton (2001), *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. En éste, temas que serían específicos de una ecología evolucionaria *en sentido restringido*, tales como el estudio de las épocas de cría (Stutchbury y Morton, 2001, p. 10) o el tamaño de las camadas (Stutchbury y Morton, 2001, p. 28), son analizados en el mismo plano en el que son examinadas las coloraciones protectoras (Stutchbury y Morton, 2001, p. 121 y ss.); todo bajo el nombre de una disciplina, la ecología comportamental, cuyo precursor sería, justamente, Niko Tinbergen (Cf. Bowler, 1998, p. 359; Del-Claro, 2010, p. 117).

Los estudios etológicos, sobre todo los de Tinbergen, podrían ser considerados como el cuarto de los vectores de desarrollo de las ciencias biológicas que contribuyeron a la consolidación del *programa adaptacionista*. Creo que su papel en la historia que aquí se está reconstruyendo estuvo mediado por la previa consolida-

ción de la ecología comportamental; proceso que, a su vez, también es resultado del influjo ejercido por los desarrollos de la ecología evolucionaria. Sin la ampliación de los recursos metodológicos y de los horizontes teóricos generada por esta última, y en parte por la genética ecológica de poblaciones, los estudios etológicos, al igual que los estudios sobre coloraciones, habrían continuando desarrollándose con las mismas limitaciones que tenían en los primeros años de la síntesis (Cf. Renk y Servais, 2002, pp. 104-5; Kokko y Jennions, 2010, pp. 298-9). En cierta forma, la ecología comportamental es etología *à la Tinbergen* potenciada por los recursos que la ecología evolucionaria puso a su disposición.

Como sea, aunque los límites disciplinares de la ecología evolucionaria hoy se hayan tornado difusos, y aunque los trabajos sobre mimetismo hoy encuentren espacio en *Evolutionary Ecology* [40], e incluso en otras publicaciones de ecología [41], ese significado más restringido que Orians y Lack le daban a la expresión 'ecología evolucionaria' debe ser aquí recordado para no incurrir en el error histórico de pensar que la emergencia de ese espacio disciplinar redundó, por sí misma e inmediatamente, en el despliegue de todo aquello que podía ser asunto del *programa adaptacionista*. La ecología evolucionaria, no hay duda, contribuyó decisivamente a la consolidación de ese programa, pero no lo hizo por el hecho de haberse transformado en su espacio disciplinar exclusivo. Si hoy va camino a serlo, eso no era así en los años sesenta.

Incluso, si prestamos atención a lo que, en 1986, Futuyma (1986, p. 303) caracterizaba como el contenido *típico* de un manual de ecología evolucionaria, podemos decir que en ese momento el sentido originario de la expresión 'ecología evolucionaria' todavía se preservaba, y se podría afirmar lo mismo considerando el contenido de un manual más actual como *Discovering Evolutionary Ecology* (Mayhew, 2006). Con todo, si atendemos a lo que John Endler (2010, p. 955) propone en un su editorial de *Evolutionary Ecology* de junio de 2010, se puede llegar a sospechar que la ecología evolucionaria va camino a convertirse en el estudio de "cualquier aspecto de las causas ecológicas de la evolución y de los efectos de la evolución sobre la ecología", y es esa acepción amplia del termino 'ecología evolucionaria' que puede encontrarse en algunos trabajos también recientes (Cf. Agraval, et al., 2010).

Se puede llegar a concluir que se está articulando un espacio disciplinar en el que convergen y se unifican los estudios clásicos sobre adaptaciones, la genética ecológica de poblaciones, los estudios de ecología evolucionaria *en sentido restringido* y la ecología comportamental. Ese espacio sería el dominio disciplinar privilegiado del *programa adaptacionista*. Creo que el hecho de que un manual de ecología comportamental escoja al *test* de una hipótesis de mimetismo como ejemplo de *tests* de hipótesis en dicha disciplina (Cf. Del-Claro, 2010, pp. 101-6) es un indicador de esa inevitable atenuación de los límites disciplinares que parece preanunciar, o ser ya síntoma del surgimiento de un espacio disciplinar propio y genérico de los estudios adaptacionistas. El programa habría devenido así una disciplina, y eso sí que es *consolidación*.

Otro síntoma de esa tendencia unificadora puede encontrarse en el hecho de que en su antología *The Philosophy of Ecology*, Keller y Golley (2000) incluyan *papers* sobre la problemática del adaptacionismo en la sección dedicada a ecología y evolución. En cierto sentido, la relación entre ecología y biología evolucionaria acabó siendo considerada del modo en el que Marston Bates (1960, p. 566) la pensaba cuando decía que:

> ecología y evolución están interrelacionadas de múltiples maneras [...]. Todo el proceso de la selección natural es básicamente un proceso ecológico —los problemas de la adaptación en estructura y conducta son problemas ecológicos. Y podemos entender la evolución de los grandes grupos filéticos en función de la ocupación de nuevos y diferentes nichos.

Aun así, insisto en subrayarlo, ese es un efecto tardío del surgimiento de una ecología evolucionaria que, originalmente, tenía objetivos más restringidos que lo que hoy parece tener. Inicialmente, el surgimiento de ese dominio de estudios contribuyó a la consolidación del *programa adaptacionista*, no por haberlo cooptado en su totalidad, sino más bien por el hecho de que además de ensanchar el cuestionario de dicho programa, ese primer entrecruzamiento claro entre biología evolucionaria y ecología también amplió y potenció los recursos metodológicos necesarios para conducir las investigaciones de campo que la *perspectiva adaptacionista* exige. En la década de los sesenta, después de haber madu-

rado como ciencia, la ecología le dio al *programa adaptacionista* algo semejante a lo que la anatomía comparada le había dado al *programa filogenético*: un saber positivo sobre el cual apoyarse y recursos metodológicos con los cuales desarrollarse.

EL *OJO ARMADO* DE LA ECOLOGÍA ENTRA EN LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA

Los ecólogos que en las décadas de los cincuenta y sesenta adoptaron una perspectiva evolucionista no sólo se *beneficiaron* al embeberse la sabiduría que manaba del *santo grial darwinista*, sino que llevaron consigo todo un rico bagaje de conocimientos y de recursos metodológicos que legaron a la propia biología evolucionaria. Ésta les dio a los ecólogos conceptos para comprender los fenómenos estudiados; por su parte, los ecólogos retribuyeron con una moneda muy valiosa y que hasta ese momento había escaseado en la biología evolucionaria: datos y procedimientos de obtención de datos que podían ser puestos al servicio del *programa adaptacionista*. Cualquier ciencia, recordémoslo, se hace con datos y conceptos, o como Kant decía, de intuiciones que son ciegas sin conceptos, y de pensamientos que son vacíos sin contenido empírico.

Desde fines del siglo XIX, los estudios ecológicos estaban desarrollando ese saber sobre las relaciones entre el viviente y su medio que, como vimos en el capítulo anterior, prácticamente no existía en el momento en el que Darwin (1859, p. 195) publicó *Sobre el origen de las especies*. Aunque las investigaciones ecológicas iniciales no hayan versado sobre las cuestiones más inmediatamente relevantes para el enfoque darwiniano de los fenómenos evolutivos [42], poco a poco, esas investigaciones comenzaron a producir un saber aplicable a los estudios evolucionistas (Cf. Kingsland, 1991). Además, junto al desarrollo de esos conocimientos *sustantivos* sobre las relaciones entre el viviente y su medio biótico y abiótico —que ciertamente eran relevantes para los evolucionistas que estuviesen interesados en analizar la acción de la selección natural en la naturaleza, desde Clements (1905) en adelante (Cf. Acot, 1988, p. 71-2)— los ecólogos desarrollaron algo todavía más importante: métodos y técnicas de investigación, incluidos procedimientos de cálculo, para ampliar y tornar confiable ese saber

(Cf. Brown, 1991, pp. 445-455; Lubchenco y Real, 1991, pp. 715-733). Hay que destacar que esos métodos fueron cruciales para el desarrollo del *programa adaptacionista*.

Si "el naturalista moderno", como ha dicho Peter Grant (2000, p. 4), puede ser

> caracterizado como básicamente un explorador y un testador de ideas evolucionarias y ecológicas que son desarrolladas para revelar y explicar regularidades en la naturaleza: tanto en la estructura genética como en la estructura fenotípica, y en la función ecológica y comportamental más que en la función fisiológica,

entonces también hay que decir que los ecólogos contribuyeron mucho más que los naturalistas *à la Poulton* en el esfuerzo de dar rigor metodológico a ese campo estudios, y que éstos se beneficiaron enormemente por la panoplia de recursos metodológicos que aquellos desarrollaron y pulieron. Los métodos de la ecología fueron cooptados por la biología evolucionaria, y ahí se comportaron como eficientes *exaptaciones* que no dejaron de evolucionar en virtud de los nuevos requerimientos teóricos a los que quedaron sometidas.

Como ya lo había dicho el propio Elton, para quien 'ecología' significaba "historia natural científica" (Elton, 1927, p. 1), "los métodos ecológicos pueden ser aplicados en varias ramas de la biología animal. Ellos pueden ser empleados, por ejemplo, en el estudio de la evolución y la adaptación [43]" (Elton, 1927, p. vii). En estos términos, los trabajos de los seguidores de Ford en el dominio de la genética ecológica de poblaciones fueron una primera prueba contundente de ello. Éstos combinaban procedimientos mendelianos para determinar la genética de las características estudiadas con técnicas de observación y experimentación de campo oriundas de la ecología, aunque la limitación de esos estudios, que fue apuntada poco más arriba, exigía el uso de técnicas mucho más restringidas que las demandadas por la ecología evolucionaria. Ésta reclamaba técnicas de aplicación más amplia y flexible, y fue su progresivo perfeccionamiento, producido por su uso, que acabó beneficiando a todos los estudios evolucionarios que exigiesen conocimiento de campo. Era el caso de cualquier investigación encuadrada en el *programa adaptacionista*, más allá del espacio disciplinar en que se estuviese desarrollando.

La ecología contribuyó al desarrollo del *programa adaptacionista* con algo todavía más básico y fundamental que métodos y técnicas para los estudios de campo [44]. Aportó a la estandarización de los inevitables e imprescindibles procedimientos de observación directa y a la homogeneización del lenguaje con los que los que los resultados surgidos de esas observaciones son presentados. La importancia de este último punto ha sido señalada por Kleber Del-Claro (2010, p. 25-7) y creo que se trata realmente de una cuestión relevante; la homogeneización de un lenguaje es también un recurso metodológico. Ésta permite la acumulación, la contrastación y el cruzamiento de informaciones, y la estandarización de los procedimientos de observación; así como del propio lenguaje en el que ellos son descritos, lo que permite un examen crítico de la adecuación de dichos procedimientos y facilita su aplicación en diferentes circunstancias por diferentes investigadores.

Esa estandarización del lenguaje con el cual describir las condiciones en las que los seres vivos desarrollan sus existencias nunca hubiese sido una necesidad para los naturalistas de campo anteriores a la revolución darwiniana, pues, como apunté en el capítulo anterior, la meta de su trabajo no era el conocimiento de esas circunstancias, sino la recolección de ejemplares que serían analizados y clasificados en los museos. A pesar de que los naturalistas darwinianos que trabajaron en la senda abierta por Henry Bates ya representan un alejamiento de ese modelo, fue en la ecología en donde realmente se afirmó la figura del *naturalista moderno*. Fue ahí donde comenzó a estandarizarse un lenguaje para comunicar, y sobre todo cotejar, las más variadas observaciones realizadas en campo [45].

La formación de una comunidad de investigadores que habla un lenguaje común es ya y por sí misma un *avance metodológico*, y cuanto mayor es esa comunidad, más confiabilidad y objetividad pueden conquistar los conocimientos por ella producidos. Así, cuantos más naturalistas haya observando a los seres vivos en sus ambientes naturales, y cuanto más unívoco y preciso sea el lenguaje por medio del cual pueden comunicar sus resultados para someterlos al control de los pares, mayor *objetividad* y legitimidad ganará el saber por ellos producido y acumulado. La ciencia no se escribe en primera persona del singular, y eso no es más que el corolario de viejas lecciones popperianas y bachelardianas (Cf.

Bachelard, 1951, pp. 216-7; Popper, 1961, pp. 170-1) sobre la noción de *objetividad* (Cf. Caponi, 1995, pp. 75-6; 1996, pp. 83-8).

Esas viejas lecciones también valen para los naturalistas y aquí cabe rescatarlas para entender que, en gran medida, la consolidación del *programa adaptacionista* dependió de la conformación de una comunidad de investigadores, una *ciudadela* de naturalistas dedicados a observar los seres vivos en sus *condiciones naturales de existencia*, y en lo que atañe a ese punto, la contribución de los ecólogos fue crucial. Hasta la década de 1960 eran ellos y no los biólogos evolucionarios los que llevaban la delantera en ese terreno. Hasta ahí, haciendo salvedad de los seguidores de Poulton y de los seguidores de Ford, los biólogos evolucionistas habían dedicado más energía al desarrollo del *programa filogenético* y al estudio de los aspectos genéticos de la evolución que al estudio de sus aspectos ecológicos (Cf. Bates, 1960, p. 547).

De esta manera, tanto en razón de sus métodos y técnicas, como en virtud de sus conocimientos positivos, y hasta de su propio lenguaje estandarizado, la ecología brindó un importante servicio a la biología evolucionaria. Dado cualquier rasgo morfológico o comportamental del que se pudiese sospechar un valor adaptativo, y para cuya presencia en una determinada especie o subespecie se pudiese concebir una explicación por selección natural, la ecología evolucionaria ofrecía todo un saber legitimado y en progresiva expansión que podía ser usado para fundamentar, evaluar y eventualmente corroborar esas conjeturas.

LO ECOLÓGICO Y LO EVOLUTIVO

No se debe pensar, sin embargo, que esa cooptación de los conocimientos y recursos metodológicos ecológicos por parte de la biología evolucionaria haya sido una simple importación. Como ocurrió en el caso de la cooptación de los métodos de la anatomía comparada por parte del *programa filogenético*, lo que ahí ocurrió fue más bien una *traducción* bastante compleja. Sucede que una cosa es el *análisis funcional* que el ecólogo puede hacer sobre el papel biológico de una particularidad morfológica o comportamental, sea social o individual, y otra cosa es formular y evaluar una hipótesis sobre su historia evolutiva. Ésta, es claro, tendrá en cuenta ese análisis ecológico, pero habrá de insertarla en una

constelación de consideraciones mucho más intrincadas (Cf. Caponi, 2010b, p. 58).

Existe, en efecto, una distancia bastante grande entre, por un lado, el análisis *ecológico* de cómo un comportamiento o una particularidad morfológica pueden contribuir al *éxito* de un animal individual o al sostenimiento de un grupo o de una población y, por otro lado, el estudio de las presiones selectivas involucradas en la filogenia de esos rasgos (Cf. Tinbergen, 1979 [1965], pp. 100-101). Para lo primero, basta con analizar las condiciones en que ese viviente desarrolla su existencia, mostrando cómo la particularidad en análisis contribuye a su pervivencia individual, a su reproducción, a la pervivencia de su prole, a la pervivencia de su grupo o manada, e incluso a la viabilidad de toda la población. Para lo segundo es necesario determinar la historia de las presiones selectivas que llevaron a la conformación de ese rasgo teniendo como horizonte imprescindible alguna conjetura plausible sobre cuál era el estado primitivo del carácter cuyo estado derivado se está queriendo explicar [46] (Cf. Caponi, 2010b, p. 55).

Piénsese, en este sentido, lo difícil que resultó dar con una explicación *darwinianamente correcta* de los llamados *comportamientos altruistas*. Como dije en este mismo capítulo, la utilidad y el valor ecológico de los mismos podía ser algo obvio, aunque de ahí a su explicación evolutiva había un largo camino por recorrer (Cf. Williams, 1966, p. 193 y ss.; Cronin, 1991, p. 253 y ss.). Lo mismo vale para el caso del tamaño de las camadas de una especie de aves o para la coloración de una mariposa. Determinar si esta última funciona o no como protección frente a un predador, requiere un estudio de las pautas comportamentales de esa mariposa y de ese predador y eso, por supuesto, es algo muy complejo. Si en caso de confirmarse esa función protectiva, se quiere también determinar si la coloración evolucionó o no en virtud de esa ventaja que ella otorga, o si es una simple *exaptación* (Cf. Gould y Vrba, 1982) para esa función, la cuestión se torna mucho más difícil todavía (Cf. Caponi, 2001b, p. 56).

Si dentro de la misma población existe cierto dimorfismo con relación a esa coloración protectora, y si los estudios ecológicos confirman que los pocos individuos en los que la coloración protectora no se da son más fácilmente depredados, entonces la hipótesis de que ella es una adaptación se verá reforzada. Ahora

sabemos que esas mariposas pueden presentar o no dicha coloración; y que existe una presión selectiva que la favorece. Aun mas, lo que más fácilmente podría sacarnos de la duda es la existencia de otra población de la misma especie que, presentando el mismo polimorfismo, está sometida a otras condiciones ecológicas en las que aquella coloración que en el primer caso era desventajosa, acaba siendo ventajosa y predomina dentro de ella. El caso del *melanismo industrial* estudiado por Kettlewel es el ejemplo paradigmático de lo que estamos diciendo. La simpleza de mi presentación no debe ocultar la relativa complejidad de las técnicas de observación, oriundas de la ecología, que sería necesario usar para establecer esa diferencia entre la primera y la segunda población de las mariposas estudiadas.

Imaginemos ahora que esa otra población de control no existe. Supongamos que todas las mariposas de la especie estudiada presentan esa misma coloración protectora, y que todas las poblaciones de la especie están sometidas a condiciones ecológicas semejantes que incluyen la presencia de depredadores para los cuales dicha coloración funciona como protección. En ese caso, si quisiésemos trascender el análisis funcional ecológico y pasar al estudio evolutivo, sería más difícil determinar si esa coloración, que nuestro estudio ecológico ya estableció que era un rasgo ventajoso, es una adaptación modelada por la selección natural en virtud de esa función ya detectada o si, para dicha función, es una mera *exaptación*. Aun así en este caso hay una salida que consiste en mirar *por arriba de la especie* y abarcar el género de dichas mariposas.

Tal vez tengamos suerte y ocurra que casi todas las otras especies conocidas del género, supongamos diez, presenten coloraciones muy semejantes entre ellas, aunque claramente diferente de la de nuestra mariposa, a pesar de las diferentes condiciones ecológicas a las que esas otras diez especies están sometidas. Si ocurre también que sólo existe otra especie que presenta la coloración de la nuestra y ella es la única que también está sometida a la acción de depredadores para los cuales esa coloración puede resultar protectiva; entonces, en ese caso, obviamente, nuestra hipótesis *seleccionista* sobre esa coloración saldría fuertemente corroborada. El hecho de que la mayor parte del género presente otra coloración, pese a sus diferencias de entorno, refuerza la

hipótesis de que esa es la *forma primitiva* del carácter en cuestión, y el hecho de que lo que presumimos sea una adaptación sólo se presente en los dos casos en los que resulta algo ventajoso para el cumplimiento de una misma función, refuerza la presunción de que ese carácter es un *estado derivado* producido por selección natural.

Es claro, sin embargo, que no siempre habrá condiciones tan ideales para la evaluación de *hipótesis seleccionistas*. Podría ocurrir que las doce especies del género presenten coloraciones diferentes a pesar de que estén sometidas a condiciones ecológicas semejantes. Recordemos, incluso, aquellas características de las diferentes especies de un mismo género de pinzones que Lack veía variar sin acertar a vincular esas variaciones con diferencias ecológicamente significativas. Ahí, aun sin quedar definitivamente refutada, nuestra *hipótesis seleccionista* perdería fuerza. Podría entonces *recuperarla* por otra vía: si existiesen otros géneros de mariposas, más o menos próximos al género de la nuestra, y en esos géneros sí fuese posible establecer relaciones claras entre coloraciones análogas a la de nuestra mariposa y condiciones ambientales semejantes, eso daría crédito a la hipótesis de que, en el caso particular de la especie que nos ocupa, la coloración en cuestión evolucionó en virtud de las ventajas que comportaba.

Que las otras especies del mismo género, incluso viviendo en condiciones semejantes y bajo la presión del mismo depredador, no presenten esa coloración ahora ya no importa tanto. Se trata, es evidente, de un buen argumento en contra de nuestra hipótesis seleccionista, pero nunca se puede descartar que, por alguna razón, la variante cromática protectora haya surgido sólo en el caso de una única especie dentro del género. Esa coloración puede ser el producto de una recombinación genética muy improbable dentro del subfilo. Y si en géneros de mariposas menos especializados, cuyas especies justamente por su mayor variabilidad genética global han ocupado nichos ecológicos disímiles, sólo ocurren coloraciones análogas a las de nuestra mariposa cuando ellas también ocupan nichos semejantes a todas las de nuestro género, que es más restringido en ese aspecto, eso puede indicar que en el caso de particular de nuestra especie de mariposa esa coloración constituye una adaptación, aun cuando ella esté ausente en congéneres muy próximas y sometidas a condiciones semejantes.

Ese tipo de inferencias, basadas en comparaciones ecológicas entre variantes de una población, entre poblaciones de una misma especie, entre especies de un mismo género, y llegado el caso, entre especies de géneros o grupos filogenéticamente incluso más separados, han sido esenciales para el desarrollo del *programa adaptacionista* (Cf. Sterelny y Griffiths, 1999, p. 241 y ss.). Éstas fueron usadas por los seguidores de Bates (Cf. Carpenter y Ford, 1933, p. 51), por los seguidores de Ford (1981, pp. 90-1), por los seguidores de Lack (1965, p. 244), y por todos aquellos que han querido construir explicaciones adaptacionistas de los perfiles de lo viviente que estuviesen correctamente fundadas en la teoría de la selección natural (Cf. Endler, 1986, p. 52 y ss.). Por eso, el estudio del desarrollo, de la progresiva sofisticación y del creciente alcance de esos métodos, así como el estudio de las dificultades que su aplicación supone y de las objeciones que su uso ha suscitado, es fundamental para entender cabalmente la historia del *programa adaptacionista*. Sin ellos éste sería imposible [47].

Ahora bien, lo que el análisis más superficial de esos métodos ya nos muestra es que incluso cuando los mismos apunten a dirimir cuestiones que exceden las de una ecología en el sentido limitado de la palabra, serían inaplicables sin los conocimientos y los métodos que la propia ecología ha producido. Analizar la ecología de un único rasgo es ya complejo, pero reconstruir su historia evolutiva multiplica geométricamente esa dificultad. Testar una *hipótesis seleccionista* sobre un rasgo exige un conocimiento preciso de la ecología de diferentes especies o de diferentes poblaciones dentro de esas especies, y todo eso hubiese sido inviable, o muy difícil y poco conclusivo, en el estado de *indigencia metodológica* en el que se encontraban los estudios adaptacionistas en la primera mitad del siglo XX. Creo por eso que el entrecruzamiento entre ecología y biología evolucionaría fue esencial para el desarrollo de la *segunda agenda darwiniana*, a pesar de que los interrogantes que la componen no sean los mismos que los que guiaban a los ecólogos.

LA *ESCALADA ADAPTACIONISTA*

Ya se sabe, por lo demás, que en ciencia la producción y la legitimación de resultados retroactúan entre sí. La extensión exi-

tosa de una técnica de un dominio a otro, facilita, a su vez, su extensión a otro dominio conexo, y la aceptación de una explicación para determinado hecho induce a que una explicación semejante sea considerada, y eventualmente aceptada, en el caso de otro hecho también reputado como análogo. De este modo, cuando el *programa adaptacionista* pudo entrar en esa *escalada de legitimaciones*, tan típica de toda actividad científica, finalmente se transformó en esa industria de *papers* que hoy continúa prosperando. Es por cierto en el marco de esa *escalada de legitimaciones*, donde la analogía juega un papel central tanto en la formulación como en la evaluación de hipótesis, como debe entenderse la extensión del *programa adaptacionista* a la paleontología.

En la medida en que se pueda establecer una analogía plausible entre una forma extinta y una actual, se puede justificar la explicación adaptacionista de un carácter de la primera, mostrando que en ella se *cumple*, ha sido aceptada o resulta aceptable, en el caso de la segunda [48] (Cf. Turner, 2007, pp. 110-2; Laurin, 2010, pp. 191-2). Así como el desarrollo de la reconstrucción morfológica de los fósiles debió esperar a la consolidación de la anatomía comparada de los seres actuales (Cf. Caponi, 2008a, p. 59 y ss.), la posibilidad de formular explicaciones adaptacionistas en el campo de la paleontología debió esperar la conformación de una *enciclopedia* de estudios adaptacionistas sobre los seres actuales que le pudiese servir como *banco de analogías*. Correctas o no, las consideraciones que Paul Colinvaux (1983, pp. 31-2) hizo sobre el *Tiranosaurio rex*, y que lo llevaron a pensarlo más como un carroñero que como un rápido *predador cuvieriano*, son un buen ejemplo.

Hay que señalar por otra parte, que la *escalada adaptacionista* no se limitó al estudio de estructuras morfológicas y pautas comportamentales cuyo análisis dependiese sólo de conocimientos y de métodos ecológicos. El debate sobre la noción de *simorfosis* puede ser considerado como el resultado de una incursión del *programa adaptacionista* en el campo de la fisiología (Cf. Weibel, et al., 1998). La idea de que la selección natural habría generado una correlación óptima entre *forma* y *función* también en el plano de las estructuras encargadas de asegurar las funciones fisiológicas fundamentales de los seres vivos (Weibel, 1998, p. 3) ha impulsado toda una línea de investigaciones cuyas conclusiones, aun cuando deban ser legitimadas por los métodos propios de la fisiología (Cf. Weibel,

1998, p. 10), no por eso dejan de ser corroboraciones de ese *adaptacionismo* que se impone como un corolario de la teoría de la selección natural (Cf. Feder, 1998, p. 48).

Así, por la mediación de esa noción de *simorfosis*, la *escalada adaptacionista*, que comenzó con el estudio de detalles *organizacionalmente secundarios* como podían serlo las coloraciones, acabó por estar presente en aquellos asuntos que constituían el foco de la historia natural predarwiniana. Aún más, llegó ahí en la forma en que debía presentarse dentro del orden discursivo darwiniano: considerando a la organización más íntima y fundamental del viviente como el resultado de una difícil negociación con las exigencias del entorno. El *programa adaptacionista* marchó, hizo su faena, *de afuera hacia dentro* como lo exigía el modo darwiniano de razonar, y no de *dentro hacia afuera* como lo exigía la anatomía comparada de Cuvier.

DISTINGUIR LA CRÍTICA CIENTÍFICA DEL ANÁLISIS HISTÓRICO-EPISTEMOLÓGICO

Cabe mencionar que fue esa misma escalada del adaptacionismo la que dejó empalagados a Gould y a Lewontin (1979, p. 147), llevándolos a decir, en 1979, que "el *programa adaptacionista* había dominado el pensamiento evolucionista de Inglaterra y Estados Unidos durante los últimos cuarenta años". Pienso, en efecto, que esa afirmación es más una expresión de tedio, o de hartazgo, que de rigor histórico. En 1939, es verdad, había comenzado a instalarse la hegemonía de la nueva síntesis. Pero en esa época, el *programa adaptacionista*, entendido como una agenda de investigación empírica orientada a determinar las presiones selectivas que se presumen responsables de gran parte de las estructuras biológicas, apenas medraba en los todavía marginales estudios sobre coloraciones adaptativas [49]. Es en la década del cincuenta que ese programa sería realmente refrendado por los procedimientos metodológicos compatibles con las exigencias de la *nueva síntesis*, y sólo en la década del sesenta comenzaría esa escalada que, justa o injustamente, Gould y Lewontin criticaron en su *paper* de 1979.

Y bueno, el tango dice que *veinte años no es nada* y, en algunos casos por lo menos, errar por un poco más que un par de décadas

puede no ser demasiado grave. Sin embargo, creo que por detrás de la hipérbole de Gould y Lewontin hay dos errores conceptuales que sí me parecen perniciosos. Uno es confundir la historia del *programa adaptacionista* con la historia de la validación de la selección natural. El otro es no reconocer que el *programa adaptacionista*, lejos de sostenerse en una convicción dogmática sobre el poder de la selección natural, es el resultado de la lenta maduración de una línea de investigación que, pese a haber sido iniciada por los primeros darwinistas, sólo se consolidó y se acabó de articular después de conquistar una sólida base teórica, metodológica y empírica. Que un libro como *Natural Selection in the Wild* (Endler, 1986) no haya sido escrito hasta la década de los ochenta, es algo que habla de lo largo y difícil que fue ese proceso y que nos deja ver la imprecisión histórica y epistemológica en la que incurrieron Lewontin y Gould.

Estudiar el pasado de una ciencia contribuye, sin duda, a una mejor comprensión de su presente; hace posible un posicionamiento crítico ante ese presente que, sin la mediación de la perspectiva histórica, siempre tenderá a aparecer como el destino obvio y necesario de esa ciencia. Ahora bien, para que esa comprensión sea genuina, y para que esa actitud crítica esté bien fundamentada y pueda resultar efectiva, es necesario que dicho estudio histórico sea hecho con rigor y con precaución. Es necesario que los asuntos y los resultados de la ciencia pasada sean efectivamente analizados en profundidad, previniéndonos de no proyectar sobre ellos los intereses y las polémicas actuales. Caso contrario, aun cuando ese pasado sea reciente, podemos ser llevados a caer en distorsiones históricas y epistemológicas que, de un modo u otro, van a deformar nuestra compresión del presente y van a comprometer nuestros posicionamientos.

NOTAS

INTRODUCCIÓN

1 Se pueden encontrar ejemplos de esa lectura *adaptacionista* de Darwin en los más diversos autores. Cito algunos: Cassirer (1948, p. 205); Montalenti (1983, p. 33); Sober (1984, p. 171); Ruse (1987, p. 19); Cronin (1991, p. 15); Maynard Smith (1993, p. 26); Lennox (1993, p. 418); Dennett (1995, p. 35); Dawkins (1996, p. 21); Martínez (1998, p. 37); yo mismo (Caponi: 2000, p. 20 y 2003a, p. 994); Gould (2002, p. 157); Lewens (2007, p. 268), y Ginnobili (2009a, p. 8; 2009b, p. 145; 2010, p. 54). El más claro y decidido de todos en lo que atañe a este punto es, sin duda, Francisco Ayala (1970, p. 2; 2004, p. 52; 2009, p. 4).

2 Ejemplos de esa usual lectura adaptacionista de la Teología Natural y de la Historia Natural previas a 1859, pueden encontrarse en: Amundson (2001, p. 307); Gould (2002, p. 330); Ruse (2003, p. 112), y Blanco (2008, p. 20).

3 Esa idea de una naturaleza tolerante y generosa con sus criaturas se hace particularmente clara en Felix de Azara (1802a, p. x) cuando el afirma que: "Hay en el nuevo mundo animales sin semejantes en el otro. Los de esta laya son casi indefensos, torpes, y algunos apenas saben comer y vivir; por cuyos motivos sólo existirán hasta que la América se pueble". Es decir: sin la acción destructiva del hombre, la naturaleza virgen es un orden plácido en el que la subsistencia es fácil, poco problemática.

4 Al respecto, ver: Semper (1881, p. 2); Kellogg (1907, p. 20); Ameghino (1936[1908], p. 225-6); Ruse (1983, p. 287); Bowler (1996, p. 40); Faria (2010, p. 161), y Futuyma (2010, p. 12).

5 Valoraciones diferentes del *Programa Adaptacionista* pueden encontrarse en: Gould & Lewontin (1979); Mayr (1988a), y Sober (1998).

CAPÍTULO I

1 Al respecto ver también: Limoges (1976, pp. 50-1); Cronin (1991, pp. 11-3); Burkhardt (1995, p. 72); Gould (2002, p. 65 y p. 117) y Ruse (2003, pp. 33-45).

2 Ver: Limoges (1972, p. 10); Acot (1988, p. 16); Drouin (1993, p. 39) y Bowler (1998, p. 123).

3 El pensamiento de Linneo (2001[1744], pp. 137-8) a este respecto está sugerido en su *Discurso sobre el crecimiento de la tierra habitable* de 1744, pero fue más claramente desarrollado en las tesis *pro exercitio* de tres de sus alumnos: *Oeconomia naturae* defendida por I.J. Biberg en 1749, *Cui Bono* defendida por C. Gedner en 1752 y *Politia naturae* defendida por H.C.D. Wilcke en 1760. Linneo, de hecho, se consideraba a sí mismo como autor de esos trabajos y ésta era una actitud acorde con una tradición académica danesa, conforme la cual la autoría de este tipo de tesis debía ser siempre atribuida a los propios tutores (Cf. Limoges, 1972, pp. 8-9). Al respecto de la concepción linneana de *economía natural*, véase: Acot (1988, p. 186); Drouin (1993, p. 40), y Hoquet (2007, p. 144).

4 Nótese que Paley no menciona ahí a las relaciones que las partes de un organismo de una especie pudiesen guardar con los organismos de otras especies; y Paley no menciona ese asunto porque prácticamente no lo había tratado y tampoco habría de tratarlo en las páginas subsiguientes.

5 Al respecto ver: Limoges (1972, p. 9 y ss.); Mayr (1992, p. 87 y ss.) y Bowler (1998, p. 123 y ss.).

6 En las reflexiones de William Paley, el *mutualismo providencial* juega ciertamente un papel menos conspicuo que aquel que desempeña en los textos linneanos. Aun así, esa idea se hace presente en aquellas páginas de su *Teología natural* en la que las *hostilidades* entre los diferentes seres vivos son previsiblemente consideradas como una forma de controlar una *superfecundidad* que pondría en peligro el equilibrio natural (Cf. Paley, 1809, pp. 479-480).

7 Ver, por ejemplo: Geoffroy Saint-Hilaire (1998 [1830], p. 219); Daudin (1926b, p. 58); Conry (1974, p. 363); Limoges (1976, p. 68); Balan (1979, p. 159) y Kupiec (2000, p. 19).

8 En esa misma carta, Cuvier (1858, p. 73) también le aconsejaba a Pfaff la lectura de los *Études de la nature* de, Bernardin de Saint Pierre, y le decía que las ideas de éste eran próximas a las que él mismo quería desarrollar.

9 Al respecto ver también: Barthélemy-Madaule (1979, pp. 128-9) y Corsi (2001, pp. 89-90).

10 Sobre las extinciones en Lamarck, ver: Jacob (1973, p. 167); Burkhardt (1995, p. 131) y Mayr (1976, p. 247).

11 De hecho, Bichat es el materialista al que alude Unamuno en el texto que sirve como epígrafe de este capítulo.

12 Las tesis de Buffon que aquí discutiré han sido objeto de un análisis más pormenorizado en mi libro *Buffon* (Caponi, 2010a).

13 Al respecto, ver también: Rostand (1985, p. 51); Giordan (1987, p. 239); Bowler (1998, p. 133); Shanahan (2004, p. 96) y Mazliak (2006, p. 230).

14 Al respecto de esta cuestión se pueden consultar distintos pasajes de la *Historia natural general y particular* de Buffon (1749b, p. 528; 2007[1753b], p. 704; 2007 [1758b], p. 775; 2007[1764], p. 980; 1766, p. 329).

15 En un trabajo anterior, "Retorno a Limoges" (Caponi, 2006a) desarrollé una versión más completa de la crítica a la lectura adaptacionista de Lamarck que aquí presento.

16 Ver: Daudin (1927, pp. 111-8); Mayr (1976, pp. 233-4); Jordanova (1990, pp. 108-9); Burkhardt (1995, pp. 140-1) y Andrade (2009, p. 119).

17 Ver: Jacob (1973, p. 167); Balan (1979, p. 184); Guillo (2003, p. 128); Nordenkiold (1949, p. 368); Gillispie (1959, p. 270); Barthelemy-Madaule (1979, p. 71); Pichot (1993, p. 666) y Ruse (1998, p. 72).

18 Cuando digo *incremento real de complejidad* quiero aludir a un incremento de complejidad que justifique la adscripción de sus portadores a un nivel superior de la *escala zoológica* concebida por Lamarck.

19 El equívoco implicado por la lectura adaptacionista de Cuvier es uno de los temas centrales de mi libro *Georges Cuvier: un fisiólogo de museo* (Caponi, 2008a).

20 Volveré sobre este punto en el próximo capítulo

21 La imagen no es del todo correcta: en un *mundo cuvieriano*, los conejos nunca serían ni tontos, ni pesados. Y no lo serían aunque faltasen zorros de los que escapar. Ellos siempre serían ágiles y vivases por una exigencia de su propia organización.

22 Ver: Milne-Edwuards (1867, p. 12); Daudin (1926a, pp. 62-3) y Mazliak (2002, p. 20).

23 *Pero no mucho*: en realidad, el joven Darwin, de la primera edición de las crónicas de viaje a bordo del *Beagle*, era bastante parco en lo que atañe a esas cuestiones. Salvo un cierto, y limitado, interés por la posible *razón de ser* de algunos comportamientos observados en distintas especies de animales, Darwin tampoco se mostraba atento al papel biológico de los perfiles de los vivientes por él examinados. El joven Darwin era, claro, un naturalista *predarwiniano*.

24 Un ejemplo de esto lo podemos tal vez encontrar en aquel pasaje de su *Viaje a las regiones equinocciales del Nuevo Continente*, en el que Humboldt (1991a[1802], p. 99) vincula la diferencia en los picos del Guácharo y el Chotacabras con diferencias en sus modos de vida. Me parece, de todos modos, que Humboldt razona ahí *à la Cuvier*: presuponiendo que la organización es la que determina aspectos como la dieta y el comportamiento, y no a la inversa. Lo cierto, por otra parte,

es que esas correlaciones no abundan en los escritos de Humboldt como de hecho tampoco abundan en el joven Darwin de la primera edición del *Viaje del Beagle* (Darwin, 1989[1839]). Ahí, en el capítulo dedicado a las Galápagos, las diferencias entre los picos de las diferentes especies de pinzones son sumariamente registradas sin hacer ninguna referencia a la relación que tales diferencias podrían tener con las condiciones de vida de cada una de dichas especies. De hecho, lo único que Darwin (1989[1839], p. 276) dice al respecto es que la mayoría de esas especies posee hábitos muy semejantes. Darwin habla aquí de *especies diferentes* porque, ya antes, en 1837, él había sido advertido por John Gould sobre el hecho de que los especímenes de pinzones traídos desde las Galápagos pertenecían a trece especies distintas (Cf. Darwin 1977[1837], p. 40; Weiner,1995, p. 37; Desmond y Moore, 2000, p. 238). Es de observarse, mientras tanto, que en la edición del *Viaje del Beagle*, de 1845, las cosas cambian un poco y Darwin (1902[1845], p. 140) se atreve a decir ahí que "al considerar esta gradación y diversidad de conformaciones en un grupito de pájaros tan próximos unos a otros, podría creerse que, en virtud de una pobreza original de pájaros en ese archipiélago, se había modificado una sola especie para llegar a *fines* diferentes". Un pequeño añadido tipográfico que ya preanuncia una gigantesca revolución epistemológica.

25 Sería interesante analizar más detenidamente la posición de Félix de Azara sobre este punto. Si bien es cierto que en sus escritos podemos encontrar referencias puntuales a los influjos del clima sobre la distribución de las plantas (1998[1809], p. 87), o a los influjos directos de la luz solar en la coloración de los animales (1998[1809], p. 167), también es verdad que sus observaciones lo llevaban a poner en duda las posiciones de Buffon sobre esa cuestión (Cf. Azara, 1802b, p. 244 y pp. 287-8).

26 Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, hijo de Etienne, murió en 1861 a los cincuenta y seis años, y su obra no llegó a sentir el impacto de la revolución darwiniana; sus trabajos pueden ser por eso considerados todavía como documentos de la historia natural predarwiniana. Más prudente que su padre, Isidore (Geoffroy Saint-Hilaire, 1859, p. 434) propugnaba sólo una *teoría de la variabilidad limitada del tipo* (Cf. Osborne, 1994, p. 68 y ss.).

27 Sobre este aspecto de la biogeografía de Buffon, ver: Flourens (1850, pp. 152-4) y Caponi (2010a, pp. 56-9).

28 Al respecto, ver: Radl (1931, p. 262); Canguilhem (1965, p. 139); Limoges (1976, p. 58); Rehbock (1983, p. 152); Acot (1988, p. 26); Drouin (1997, p. 496; 1993, p. 68; 2001, p. 849) y Bowler (1998, p. 149).

29 Ver también: Papavero, et al., (1997, p. 183) y Helferich (2005, p. 118).
30 La imagen de Tournefort fue altamente exitosa: antes de ser retomada por Humboldt, ella también fue reivindicada por Linneo y por Buffon (Cf. Caponi, 2010a, p. 58-9).

CAPÍTULO II

1 Analicé la *Polémica de los análogos*, protagonizada por Cuvier y Geoffroy Saint-Hilaire, en el cuarto capítulo de *Georges Cuvier: un fisiólogo de museo* (Caponi, 2008a).
2 Al respecto ver: Cramer (1896, p. 215); Dupré (2006, p. 30-3) y Ruse (2008, p. 65).
3 Al respecto, ver: Dupré (2006, p. 36); Waters (2003, p. 118) y Ginnobili (2010, p. 41).
4 Al respecto, ver: Ruse (2008, p. 45); Kohn (2009, p. 89) y Sober (2009, p. 61).
5 No seré yo, sin embargo, quien insinúe que Darwin esté en deuda con *el bueno* de Wallace en lo que atañe a ese punto. Conforme intenté mostrar en un trabajo anterior, en la carta que Wallace le envió a Darwin en 1858, y que luego se transformó en parte de la comunicación conjunta que él y Darwin remitieron a la *Linnean Society* de Londres, no sólo no hay una explicación satisfactoria de la adaptación (Caponi, 2009a, p. 62), sino que tampoco hay una explicación de la divergencia de formas (Caponi, 2009a, p. 66). Wallace no había llegado al *principio de divergencia*. En 1858, Wallace no había llegado a la teoría de la selección natural. Fue Darwin que lo empujó hasta ella, quizá para poder contar con un aliado.
6 Darwin, 1987, 36. Lo que Darwin escribe en el vértice superior izquierdo de esa primera imagen del *árbol de la vida* es un significativo *"I think"*.
7 Indudablemente, este pasaje de Kant no es una *anticipación de Darwin*. Es, simplemente, casi una cita de aquel parágrafo de "El asno" en el que Buffon (1868[1753], pp. 35-6) sugirió, sin nunca llegar a sostener, un *transformismo radical* fundado en la idea de *filiación común* (Cf. Caponi, 2010a, pp. 69-70).
8 La explicación darwinista de la adaptación, en eso coincido plenamente con Ayala, no es una explicación de cuño mecanicista. Es, como el propio Ayala siempre insistió, una explicación legítimamente teleológica. Al respecto, ver también: Sober (1993, p. 83); Martínez (1997, p. 172); y Caponi (2003a, p. 108).
9 No puedo dejar de citar al pájaro carpintero, por la simple razón de que, en 1859, Darwin no contaba con muchos más ejemplos que ése para cimentar la visión adaptacionista que surgía de su argumento.

10 Al respecto ver: Lewontin (1982, p. 145); Ruse (1987, p. 19); Resnik (1997, p. 48) y Ginnobili y Blanco (2007, p. 44).

11 Al respecto, véase: Flourens (1850, p. 261); Perrier (1884, p. 68) y Roger (1989, p. 403).

12 Este parágrafo de Buffon es también una crítica a su *rival* de siempre, Linneo.

13 En "La navaja de Darwin", desarrollé esta comparación entre el punto de vista cuvieriano y el punto de vista darwiniano. La historia natural cuvieriana, propuse ahí, está todavía sujeta a lo que Lovejoy (1936, p. 208 y ss.) llamó *principio de plenitud*; aunque lo suponga como *ideal de orden natural* y no como hecho. La historia natural darwiniana, en cambio, supone la derogación de ese ideal y su sustitución por otro que analizaré en la segunda parte de este mismo capítulo.

14 A este respecto, compárese Buffon (1749, p. 528) y Cuvier (1992 [1812], p. 113) con Wallace (1889, p. 193).

15 Sobre esta consiliencia de inducciones que habría dado forma al argumento desarrollado por Darwin en *Sobre el origen de las especies*, ver: Ruse (1983, p. 229; 2000, p. 15; 2008, p. 85) y Hodge (2000, p. 41).

16 Darwin (1998[1872], pp. 228-9) desarrolló mejor sus argumentos sobre esa cuestión en la cuarta edición de *Sobre el origen de las especies* (Cf. Darwin, 1959, p. 339). Analicé ese argumento en mi artículo "Historia del ojo" (Caponi, 2009b, p. 16).

17 Al respecto, ver también: Shanahan (2004, p. 109).

18 Al respecto ver: Kellogg (1907, p. 374); Gould (2002, p. 254) y Ginnobili y Blanco (2007, p. 45).

19 Ver: Sober (1984, p. 32 y p. 158); Ruse (1979, p. 45 y 1989, p. 30) y Caponi (2008b, p. 9)

20 Ver también: Brandon (2010).

21 Subrayo, entretanto, que lo que se diga aquí sobre el modo de entender o considerar la *unidad de tipo* sólo vale para la teoría de la selección natural y no necesariamente para la biología evolucionaria como un todo. Hoy, conforme Amundson (2005, p. 239-40) lo ha mostrado, la *biología evolucionaria del desarrollo* está propiciando una explicación de la homología diferente de la explicación propuesta por el Darwinismo clásico, y, según yo intenté insinuarlo en un trabajo anterior (Caponi, 2008b), las indagaciones de la *Evo-Devo* pueden ser entendidas como obedeciendo a una teoría complementaria y no subordinada a la teoría de la selección natural. Una teoría que, incluso, se apoya en un *ideal de orden natural* distinto de aquel en el que se apoya la teoría de la selección natural (Cf. Caponi, 2008b, p. 23 y ss.).

CAPÍTULO III

1 Al respecto, ver: Ghiselin (1983, p. 151 y ss), y Glick y Kohn (1996, p. 278 y *ss*).

2 Sobre el valor que estos trabajos de Darwin tuvieron como *ejemplares* del *programa adaptacionista*, ver: Poulton (1908a, p. xxvii y ss.).

3 Al respecto, ver: Lennox (1993); Drouin (2009), y Hoquet (2010).

4 Siempre me sorprendió que Ghiselin (1983, p. 175) haya podido querer usar este parágrafo, tan legítimamente plagado de términos teleológicos, como un elemento a favor de su insostenible interpretación no teleológica de las explicaciones por selección natural.

5 Al respecto de esas diferencias entre Darwin y Wallace, ver: Poulton (1890, caps. 15 y 16); Cramer (1896, p. 150 y ss.); Cronin (1991, p. 123 y ss.), y Caro, Hill, et al. (2008, p. 157 y ss.).

6 Al respecto de la importancia y el impacto de los trabajos de Bates, ver: Darwin (1892 [1862], p. 266); Carpenter y Ford (1933, p. 5 y ss.); Mayr (1988a, p. 151 y 1988b, p. 137), y Gayon (1992, p. 190).

7 Hay que decir que, en realidad, el trabajo de Bates sobre mimetismo fue hecho en Londres y no en el Amazonas. Analizando la colección entomológica resultante de su larga estancia en Brasil a la luz de la teoría que Darwin dio a conocer cuando él ya estaba en Inglaterra, Bates llegó a una conclusión que, menester es reconocerlo, tampoco hubiese sido posible sin su previo contacto en campo con las especies analizadas. Así, más que el resultado de una *mirada darwinista*, los trabajos de Bates fueron el producto de una *evocación darwinizada* de lo ya antes visto.

8 Al respecto de la relevancia y el impacto de los trabajos sobre mimetismo de Fritz Müller, ver: Poulton (1897, p. 517; 1928, p. 180); Carpenter y Ford (1933, p. 12 y ss.); Gayon (1992, p. 199), y West (2003, p. 221).

9 Al respecto, ver también: Bowler (1985, p. 38 y 1998, p. 259); Caro, Merilaita, et al. (2008), y Caro, Hill, et al. (2008).

10 Ver: Carpenter y Ford (1933, p. 10).

11 Ver: Poulton (1938, p. 3).

12 Ver: Bowler (1989, p. 250).

13 Al respecto, ver: McIntosh (1985, p. 72); Acot (1988, p. 115), y Bowler (1998, p. 268).

14 Lo que Darwin está diciendo ahí es que la forma de los seres vivos responde siempre, y en última instancia, a la selección natural. No está diciendo que la explicación de la adaptación de los seres vivos a lo que él entiende por *condiciones de existencia* sea un problema más importante que el planteado por el origen de las especies. Nótese, por otra parte, que este parágrafo de *Sobre el origen de las especies*, parece ser la

contraparte de aquel pasaje de la *Historia de las ciencias inductivas* de Whewell que cité en la apertura del segundo capítulo.

15 Me referiré a este asunto un poco más adelante.

16 Al respecto, ver: Semper (1881, p. 332); Wallace (1889, p. 427), y Bowler (1985, p. 80).

17 Al respecto, ver: Darwin (1859: p. 3 y p. 132); Wallace (1889, p. 418 y p. 443), y Kellogg (1907, p. 273).

18 Sobre lo cuestionable de atribuirle a Wallace el lugar de codescubridor de la teoría de la selección natural, ver: Bowler (2001); Bock (2009), y Caponi (2009a).

19 Ambos textos también reaparecieron en *Natural Selection and Tropical Nature* (Wallace, 1891).

20 Es cierto, de todos modos, que el *adaptacionismo empírico* defendido por Wallace era menos mitigado que el defendido por Darwin. Aunque, como acabo de decir, Wallace no descartaba la intervención de otros factores distintos de la selección natural en la determinación de las formas orgánicas, su actitud en este punto era menos *negociadora* que la de Darwin (Cf. Darwin, 2004 [1879], p. 81).

21 Al respecto de la biogeografía de Wallace, véase: Bowler (1996, p. 371 y ss.; 1998, p. 257 y ss.), y Michaux (2008, p. 177 y ss.)

22 Al respecto ver: Russel (1916, p. 246); De Beer (1997[1971], p. 214); Mayr (1992, p. 37); Bowler (1996, p. 41); Amundson (2005, p. 110), y Faria (2010, p. 161).

23 Al respecto, ver: Stauffer (1957, pp. 140-3); McIntosh (1985, pp. 7-8); Acot (1988, 44-6); Ávila-Pires (1999, p. 18-9), y Cooper (2003, p. 4-6).

24 Al respecto de Haeckel, ver: Russell (1916, p. 247 y ss.); López Piñero (1992, p. 42-3); Bowler (1996, p. 57 y ss.), y Richards (2008, p. 118 y ss.).

25 La posición de Cuvier (1861[1824], p. 279 y 1978[1800], p. 60) sobre el papel de estos naturalistas es paradigmática. De un naturalista viajero él no esperaba otra cosa que objetos para una colección, nunca conocimientos y siempre habilidades para la recolección y la remesa de ejemplares.

26 Al respecto, ver: Laissus (1995, p. 51); Lopes (1995, p. 721); Blanckaert (1997, p. 160); Bourguet (1997, p. 186); Kury (2001, p. 864); Cranbrook (2008, p. xi), y Fagan (2008, p. 80). La actividad de *herborizar*, que reiteradamente se menciona en las crónicas de viajes de naturalistas como Alcide d'Orbigny (1998[1835]) y Auguste de Saint-Hilaire (1987[1887]) no era otra cosa que una actividad de identificación y recolección de especímenes vegetales a ser remitidos a los museos. La obra de Auguste de Saint Hilaire aquí citada fue publicada después de su muerte acaecida en 1853.

27 Como apunta Lorelai Kury (2001, p. 864), Cuvier "justificó posteriormente su opción con razones científicas: él se encontraba en París, capital de la ciencia, teniendo a su disposición las más completas colecciones de historia natural del mundo. Una expedición de ese género habría sido perjudicial a la coherencia y al carácter sistemático de sus trabajos".

28 La influencia de Humboldt fue particularmente importante en la formación de Darwin como naturalista (Cf. Desmond y More, 2000, cap. 8).

29 Radl (1931, p. 260); Drouin (1993, p. 70); Vitte y Da Silveira (2010, p. 613).

30 Este elemento estético de la propuesta de Humboldt no debe ser menospreciado. Él mismo está atrás de un cambio en el estilo de exposición del naturalista viajero (ver: Kury, 2001, p. 870). Un cambio de estilo que libera a éste del mero informe descriptivo que era casi obligatorio en el *orden cuvieriano*; y el *Diario del Beagle* tal vez sea resultado del ejercicio de esa libertad. Una libertad que Darwin podía, sin duda, permitirse porque no tenía ningún compromiso formal con cualquier historiador natural de la metrópoli.

31 Ver: Limoges (1976, p. 58); Drouin (1993, p. 73), y Kury (2001, p. 868).

32 Una buena edición de esas cartas es la de Zillig (1997).

33 En esa misma carta, Müller también se refiere al viaje de Agassiz y al respecto dice lo siguiente: "En este momento el señor L. Agassiz investiga el río Amazonas; como deduzco de una de sus cartas publicadas en un diario de Río, él espera que la distribución geográfica de los peces en aquél río venga a proporcionar pruebas contra la teoría de la transformación. Me parece imposible que un conocimiento relativamente completo de la distribución geográfica de los peces de aquél imponente río y de sus numerosos afluentes, pueda ser obtenida en un par de años; y no consigo imaginar que se pueda derivar objeción decisiva alguna de un conocimiento incompleto"(Müller, 1997 [1865], p. 126). La deducción de Müller era correcta. En la conferencia pronunciada en el *Colorado* que aquí cité, Agassiz (1938[1869],p. 25) decía: "El origen de la vida es el gran problema del día. ¿Cómo el mundo orgánico llegó a ser lo que es? He ahí una cuestión sobre la cual debemos desear que nuestro viaje traiga alguna luz. ¿Cómo el Brasil se tornó habitado por los animales y las plantas que en él viven actualmente? [...] ¿Qué razones tenemos para creer que el estado de cosas actual en este país haya derivado de alguna forma de un estado de cosas anterior?"

34 Los itálicos son míos, la lucidez epistemológica es de Müller.

35 Sobre Bates, ver: Shoumatoff (1989, p. xiii y ss.); sobre Wallace, ver: Beccaloni (2008, p. 28 y ss.).

36 Al respecto, ver también: Poulton (1908b, p. 282-292; 1908c, p. 293).

37 Al respecto, ver también: Poulton (1908d, p. 226; 1908e, pp. 214-5). Esta distinción fue retomada por Carpenter y Ford (1933, pp. 1-2).

38 Los clásicos mimetismos *batesiano* (por su descubridor Henry Bates) y *mülleriano* (por su descubridor Fritz Müller) caen dentro de la *categoría del mimetismo protectivo*. El primero, siguiendo a Edmund Ford, puede ser definido como "la semejanza de una especie a otra que está mejor protegida por cualidades venenosas o desagradables, o por defensa activa (como por ejemplo: un aguijón)". El segundo, mientras tanto y siguiendo al mismo autor, puede ser entendido como "la semejanza entre dos especies bien protegidas que reduce la destrucción por enemigos que aprenden sus cualidades inconvenientes" (Ford, 1981, pp. 142-3).

39 El *mimetismo agresivo* también es conocido como *peckhamiano*, por su descubridora Elisabeth Peckham (1889), que lo registró en arañas predadores de hormigas. En éste, el predador se torna semejante a su presa, o a una presa de su presa, sea visualmente, auditivamente u olfativamente. Nótese, por otra parte, como progresivamente, la noción de *mimetismo* fue perdiendo un significado exclusivamente visual y comenzó a asociarse con otros tipos de semejanzas (Cf. Carpenter y Ford, 1933, pp. 54-5).

40 En 1925, después de la publicación de los principales trabajos de Poulton, el naturalista austriaco Erich Wasmann apuntó también una suerte de *mimetismo comensalista, en el cual una especie se torna semejante a otra para usufructuar los recursos alimenticios que ella produce o para valerse de la protección que su convivencia con dicho modelo puede brindarle (Fernández Campón, 2007, pp. 258-9). Este último fenómeno, de todos modos, ya había sido citado por Kirby y Spence (1858, p. 407) como "un hermoso ejemplo de la sabiduría de la Providencia adaptando medios a fines". El caso que estos autores citan es el de larvas de moscas cuya morfología o coloración son semejantes a las de las abejas en cuyos panales son puestos sus huevos.*

41 Sobre la lenta pero firme formación de un colegio invisible de naturalistas que investigaban las coloraciones y otros rasgos morfológicos en términos darwinianos, se puede consultar: Caro, Merilaita, et al. (2008, pp. 126-136) y Caro, Hill, et al. (2008, pp. 145-160). A este respecto, pero en lo que atañe al caso específico de las arañas, es también muy informativo el trabajo de revisión que Elizabeth Peckham (1889) hizo en su memoria "Protective resemblances in spiders".

CAPÍTULO IV

1 Al respecto, ver: Lewontin (1980); Leigh (1990); Gayon (1992), y Ortiz y Nieto (2003)

2 Al respecto, véase: Nilsson y Pelger (1994, p. 8); Delsol y Exbrayat (2002, p. 91 y ss.), y Dawkins (2006, p. 126).

3 Al respecto de la explicación evolutiva de los comportamientos *altruistas* y *cooperativos*, ver: Maynard Smith (1979, p. 115 y ss.); Wilson (1980, p. 109 y ss.); Axelrod y Hamilton (2010[1981], p. 348 y ss.); Cronin (1991, p. 253 y ss.), y Brewer (1994, pp. 151-4).

4 Al respecto, véase: Ford (1980a, pp. 341-2); Ruse (1996, pp. 339-49); y Gould (2002, pp. 541-3)

5 Al respecto, ver: Acot (1988, p. 70 y ss.); Brown (1991, p. 445 y ss.); Bowler (1998, p. 222 y ss.), y Cooper, (2003, p. 32 y ss.).

6 Como es de imaginarse, los naturalistas que sustentaban posiciones *neolamarckianas* no estaban interesados en discutir la *perspectiva adaptacionista* (Cf. Eigenmann, 1909; Le Dantec, 1909; MacDougal, 1909). Su foco, como Bowler (1985, p76-7) lo ha mostrado estaba en la incapacidad de explicar la adaptación que tendría la selección natural (Cf. Le Dantec, 1914, pp. 61-2).

7 Aunque en realidad Morgan no tardó mucho en revisar su posición, y en su *A Critique of the Theory of Evolution* (Morgan, 1916, p. 188-90) abandonó las posiciones mutacionistas *à la De Vries* y asumió un punto de vista utilitarista para explicar la difusión de las nuevas variantes. Ahí, aun prescindiendo de la idea de *lucha por la existencia*, ya se aproximaba de las posiciones *adaptacionistas* (Cf. Bowler, 1985, p. 232).

8 Borradaile (1923, p. 375) asume explícitamente una posición evolucionista, pero considera que, para los fines de su libro, es innecesario comprometerse con un punto de vista propiamente *darwinista* o con un punto de vista *lamarckiano*.

9 En su introducción a la edición facsímilar de *Animal Ecology* publicada por The University of Chicago Press, y ya instruidos por los desarrollos de la genética ecológica de poblaciones, Leibold y Wootton (2001, p. xliv) nos advierten que los casos de polimorfismo apuntados por Elton "han evolucionado bajo escenarios evolutivos más complejos que los entrevistos por él, incluyendo, por ejemplo, selección sexual".

10 De hecho, el mecanismo que Elton sugiere ahí para explicar ese hecho es análogo al mecanismo evolutivo que Wallace (1977[1858], pp. 10-8) había propuesto en su *paper* de 1858. Como mostré en un trabajo anterior, el mecanismo propuesto ahí por Wallace estaba muy distante de lo que Darwin entendía por selección natural y era mucho más permeable al surgimiento de estructuras no adaptativas (Cf. Caponi, 2009a, p. 62; Nicholson, 1960, p. 491). Es de notar, por otra parte, que

las tesis de Sewall Wright, formuladas en los inicios de los años treinta (Gayon, 1992, p. 340), también parecen guardar alguna semejanza con las de Elton: ambas contemplan la proliferación y la diferenciación aleatoria de *demes* menores al interior de una población como fenómeno desencadenador de los cambios evolutivos (Cf. Wright, 1960); y ambas contemplan la proliferación de estructuras no adaptativas. Wright pudo haber leído, y considerado, la obra de Elton.

11 Comenté ese discurso de Roquette Pinto en "El viviente y su medio: antes y después de Darwin" (Caponi, 2006b, p. 25 n. 12). Un comentario muy semejante puede ser encontrado en Gautieri (2009, p. 55). En 1950, lo cité en el capítulo anterior, Marston Bates (1950, p. 216) irá a decir que dudar sobre el mimetismo era una cosa de biólogos de laboratorio de una región templada. Según este Bates, para el naturalista de campo familiarizado con los trópicos, el mimetismo era un hecho evidente. Roquette Pinto sería una excepción de esta *regla de Bates*; o él no era un buen *naturalista de campo*.

12 A quien Roquette Pinto, podemos entonces decir, le quedó debiendo un homenaje más entusiasta y decidido.

13 La objeción que Carpenter está respondiendo podría ser muy bien la de Bateson. Según este último, las hipótesis sobre el valor adaptativo de las coloraciones eran meros ejercicios de imaginación sólo limitados por el ingenio de sus autores (Cf. Bateson, 1894, p. 79). El naturalista de renombre al que Carpenter se refiere como descubridor del fenómeno del mimetismo es, claro, Henry Bates.

14 Al respecto ver: Huxley (1965[1943], p. 395).

15 Un ejemplo de esto último lo constituyen las consideraciones *adaptacionistas* sobre algunos caracteres morfológicos y etológicos de hormigas que encontramos en William Wheeler (1928, p. 222). *La simulación en la lucha por la vida* de José Ingenieros (1920, p. 59-60) también registra casos de comportamientos adaptativos basados en la simulación.

16 Huxley cita ahí el artículo "The forearm and the manus of the Giant Panda, *Ailluropoda melanoleuca*", publicado en 1939 por Frederic Wood-Jones en el volumen 109 de los *Proceedings of the Royal Society of London B*; y es curioso que Gould no aluda ni a Wood-Jones ni a Huxley en su célebre ensayo sobre ese tema (Cf. Gould, 1983). En su lugar, cita un trabajo más reciente: Davis (1964). También curioso que en "Exaptation", Vrba y Gould (1982) tampoco citen este mismo capítulo del libro de Huxley. Ahí se alude al concepto de *preadaptación* para referirse a algo que se aproxima bastante a lo que ellos describieron como *exaptaciones* (Cf. Huxley, 1965[1943], p. 428 y ss.).

17 Ver, por ejemplo: Cott (1954); Southern (1954); Wickler (1968); Edmund y Edmund (1974); Eberhard (1977); Edmund (1993); Dettner y Liepert (1994), y Cushing (1997).

18 Ver, por ejemplo: Edmund (2000); Franks y Noble (2004); Speed y Ruxton (2005); Caro (2005b); Holen y Johnstone (2006); Endler (2006); Endler, et al. (2007); Ruxton y Higginson (2009), y Pfenning y Mullen (2010).

19 Al respecto de los problemas planteados por esta tesis de Wright, ver: Cain (1970[1954], p. 158 y ss.); 1989[1964], p. 14); Freire-Maia (1988, p. 217-8); Depew y Weber (1995, p. 280-1); Gayon (1998, p. 13); Sapp (2003, p. 149); Grene y Depew (2004, p. 252); Crow (2007, p. 94 y ss.); Milstein y Skipper Jr. (2007, p. 24), y McShea y Brandon (2010, p. 95).

20 Al respecto, ver: Dobzhansky (1960, p. 417); Ford (1975, p. 36); Futuyma (1986, p. 304); Gould (2002, p. 523 y p. 555), y Skipper Jr. (2009, p. 309).

21 Una posición semejante a esa también puede ser encontrada en *Tempo and Mode in Evolution*. Allí, George Gaylord Simpson (1944, p. 96) dice que la selección natural "es uno de los determinantes cruciales de la evolución, aunque en circunstancias especiales ella pueda ser inefectiva, y el surgimiento de caracteres indiferentes e incluso opuestos a la selección es explicable y no contradice su influencia usualmente decisiva".

22 La explicación del sentido y la naturaleza de esos trabajos puede ser encontrada en Ford (1975; 1980; 1981). Ver también: Sheppard (1973[1958])

23 Buenos ejemplos de lo que estoy diciendo pueden encontrarse en: Ford (1975, p. 39); Sheppard y Cain (1950, p. 275); Sheppard (1954, p. 201 y ss; 1973[1958], p. 139 y ss.), y Cain (1970 [1954], p. 161 y ss; 1989 [1964], p. 15).

24 Al respecto, ver: Ford y Dowdeswell (1955), y Ford, et al. (1964).

25 Al respecto ver: Sheppard (1951), y Sheppard y Clarke (1960).

26 Ver: Huxley (1955, p. 42-3); Sheppard (1973[1958], p. 111), y Gouyon, et al. (1997, p. 132).

27 Ver también: Ford (1975, pp. 250-283; 1980 p. 43 y ss.; 1981, pp. 35-68 y pp. 85-108).

28 En *Darwinismo*, lo cité en el capítulo anterior, Wallace (1889, p. 137) sostiene: "El veredicto de *inutilidad*, en el caso de cualquier órgano o peculiaridad que no sea un rudimento o una correlación no es, y nunca podrá ser, la constatación de un hecho, sino meramente una expresión de nuestra ignorancia sobre su propósito u origen".

29 Ver: Sheppard y Cain (1950, p. 290); Kettlewell (1955, p. 324), y Ford (1960, p. 181).

30 Comparé el enfoque darwiniano de la biogeografía con los enfoques de Humboldt y De Candolle en mi artículo "De Humboldt a Darwin" (Caponi, 2008c).

31 Al respecto ver: McIntosh (1985, p. 40-2); Acot (1988, pp. 56-62); Bowler (1998, p. 383); Ledesma Mateos (2000, p. 568), y Cooper (2003, p. 36).

32 Al respecto, ver: McIntosh (1985, p. 147-8); Futuyma (1986, p. 304 y p. 306), y Acot (1988, pp. 64-75).

33 Ver: Bates (1960, p. 547); Collins (2000[1986], p. 290), y Futuyma (1986, p. 306).

34 Estoy refiriéndome a los simposios cuyo contenido quedó documentado en: Mayr y Provine (1980). Sobre esta cuestión, Futuyma (1986, p. 310) apunta que mientras la *nueva síntesis* estaba prácticamente completa hacia 1947, el primer trabajo importante de ecología que incorporó una visión neodarwinista fue *Natural Regulation of Animal Numbers* de Lack (1954).

35 Mayr (1961, p. 1503; 1998 p. 134), además, había tomado esa distinción precisamente de un texto pionero en el campo de la ecología evolucionaria: "The evolution of the breeding seasons" de Baker (1938, p. 162). Dicha distinción, sin embargo, ya había también sido señalada por Poulton (1908a, p. xlvi) bajo la forma de la oposición entre preguntas *¿cómo?* y *¿por qué?*; y, en 1943, Julian Huxley (1965[1943], p. 393), antes de Mayr, también la retomó al decir que "todo problema biológico tiene un aspecto evolutivo y un aspecto inmediato".

36 Aunque, para referirse a la distinción *próximo-remoto*, Lack cite a Baker (1938) y no a Mayr (1961).

37 Al respecto, ver : McIntosh (1985, p. 262); Collins (2000[1986], p. 297), y Futuyma (1986, p. 306).

38 Al respecto de Hutchinson, ver: Collins (2000 [1986], p. 297), y Bowler (1998, pp. 397-8).

39 Al respecto del compromiso entre ecología comportamental y *adaptacionismo*, ver: Davies y Krebs (1987, p. 5 y 1997, p. 7); Kokko y Jennions (2010, p. 294 y p. 303), y Del-Klaro (2010, p. 99).

40 Ver, por ejemplo: Candy y Guilford (1999); Speed (1999), y Speed y Turner (1999).

41 Ver, por ejemplo: Pasteur (1982); Mallet y Joron (1982); Allan, et al. (2002), y Bond (2007).

42 Al respecto, ver: Acot (1988, pp. 56-62); Bowler (1998, p. 383); Ledesma Mateos (2000, p. 568), y Cooper (2003, p. 36).

43 Elton (1927, p. 162 y ss.) desarrolló sus preocupaciones metodológicas en *Animal Ecology* (Cf. Leibold y Wooton, 2001, p. xliii).

44 En el desarrollo de las técnicas de estudio de campo, el papel de la fotografía ocupa un lugar destacado que no debería dejar de ser

considerado. Una historia epistemológica completa del modo en que evolucionó el oficio del naturalista en el siglo XX, debería destinar todo un importante capítulo al estudio del impacto que las técnicas fotográficas tuvieron en ese dominio. Fritz Müller hubiese adorado una *Instanmatic*; y Belt habría hecho *estragos* con una cámara digital.

45 Esa estandarización de un lenguaje con el cual describir lo directamente observado también fue importante en el desarrollo de la medicina (Cf. Foucault, 1963, cap. vii).

46 Al respecto ver las secciones sexta, séptima y novena del segundo capítulo.

47 En el tercer capítulo de *Natural Selection in the Wild* (Endler, 1986), se puede encontrar una presentación completa de la estructura general de esos métodos. Con todo, para conocer las técnicas de campo que permiten su aplicación es necesario remitirse a los artículos en donde se presentan, y justifican, resultados concretos de investigaciones en campo. Aquí hemos citado varios de ellos, vinculados, sobre todo, con los estudios sobre mimetismo. La obra de Peter Grant (1999), *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*, es también un buen ejemplo de los resultados a los que se puede llegar con esos métodos codificados por Endler (Cf. Mayr, 1988a, pp. 153-4). Discusiones sobre esos métodos usados en las inferencias adaptacionistas, también pueden ser encontradas en Baum y Donoghue (2001); Orzack y Sober (2001), y Abrams (2001).

48 Se pueden encontrar ejemplos de este modo de razonar en: Pereda (2007, p. 200); Royo-Torres (2007, p. 215); Sanz (2007, p. 332), y Barrett (2007, p. 370).

49 Recuérdese, en este sentido, lo que Lack dijo en 1961 sobre el modo en el que eran consideradas las hipótesis adaptacionista cuando la primera edición de *Darwin's Finches.*

BIBLIOGRAFÍA

Acot, P. 1988: *Histoire de l'Écologie*. Paris: PUF.

Abrams, P. 2001: "Adaptationism, optimality models, and tests of adaptive scenarios". *In* S. Orzack. & E. Sober (Eds.): *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 273-302.

Agassiz, L. 1938[1869]: "3 Palestra: O que a expedição deve fazer no Brasil". *In* L. Agassiz & E. Agassiz: *Viagem ao Brasil (1865-1866)*. São Paulo: Companhia Editora Nacional, pp. 24-31.

Agraval, A.; Conner, J.; Rasmann, S. 2010: "Tradeoffs and negative correlation in evolutionary ecology". *In* M. Bell; D. Futuyma; W. Eanes; J. Levinton (Eds.): *Evolution Since Darwin: the First 150 Years*. Sunderland: Sinauer, pp. 243-269.

Allan, R.; Capon, R.; Brown; V.; Elgar, M. 2002: "Mimicry of host cuticular hydrocarbons by salticid spider *Cosmophasis bitaeniata* that preys on larvae of tree ants of *Oecophylla smaradigna*". *Journal of Chemical Ecology* 28 (4), pp. 835-848.

Ameghino, F. 1915[1884]: *Filogenia*. Buenos Aires: La Cultura Argentina.

Ameghino, F. 1936[1908]: "Una rápida ojeada a la evolución filogenética de los mamíferos". *In* A. Giménez (Ed.): *Ameghino: homenaje de la Sociedad Luz en el XXV aniversario de su muerte, 1911 – Agosto 6 – 1936*. Buenos Aires: Sociedad Luz, pp. 225-238.

Amundson, R. 1998: "Typology reconsidered: two doctrines on the history of evolutionary biology". *Biology & Philosophy* 13, pp. 153-77.

Amundson, R. 2001: "Adaptation and development". *In* H. Orzack & E. Sober (Eds.): *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 303-34.

Amundson, R. 2005: *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge: Cambridge University Press.

Andrade, E. 2009: *La ontogenia del pensamiento evolutivo*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Aréchiga, V. 1999: "El concepto de *degeneración* en Buffon". *In* R. Gutiérrez Lombardo; J. Martínez Contreras; J. Vera Cortés (Eds.). *Estudios en historia y filosofía de la biología*, Vol. I. México: Centro Vicente Lombardo Toledano, pp. 1-20.

Aristóteles 1994: *Histoire des Animaux*. Paris: Gallimard.

Ávila-Pires, F. 1999: *Fundamentos Históricos da Ecologia*. Ribeirão Preto: Hólos.

Axelrod, R. & Hamilton, W. 2010[1981]: "The evolution of cooperation". *In* A. Rosenberg & R. Arp (Eds.): *Philosophy of Biology*. Malden: Wiley-Blackwell, pp. 347-257.

Ayala, F. 1970: "Teleological explanations in Evolutionary Biology". *Philosophy of Science* 37 (1), pp. 1-15.

Ayala, F. 2004: "In William Paley's shadow: Darwin's explanation of design". *Ludus Vitalis* 12, pp. 50-66.

Ayala, F. 2009: "En el centenario de Darwin". *Ludus Vitalis* 17, pp. 1-16.

Ayala, F. 2010: "There is no place for *intelligent design* in the philosophy of biology: *intelligent design* is not science". *In* F. Ayala & R. Arp (Eds): *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*. Oxford: Wiley-Blackwell, pp. 364-390.

Azara, F. 1802a: *Apuntamientos para la historia natural de los quadrúpedos del Paragüay y Río de la Plata*, Vol. I. Madrid: Imprenta de la viuda de Ibarra.

Azara, F. 1802b: *Apuntamientos para la Historia Natural de los quadrúpedos del Paragüay y Río de la Plata*, Vol. II. Madrid: Imprenta de la viuda de Ibarra.

Azara, F. 1998[1809]: *Viajes por la América Meridional*, Vol. I. Buenos Aires: El elefante blanco.

Bachelard, G. 1951: *L'activité rationaliste de la physique contemporaine*. Paris: PUF.

Baker, J. 1938: "The evolution of breeding seasons". *In* G. De Beer (Ed.): *Evolution*. Oxford: Oxford at the Clarendon Press, pp. 161-178.

Balan, B. 1979: *L'ordre et le temps*. Paris, Vrin.

Barrett, P. 2007: Intervención en la mesa redonda: "¿Es necesario un nuevo paradigma biológico para nuestra interpretación actual de los dinosaurios?". *In* J. Sanz (Ed): *Los dinosaurios en el siglo XXI*. Barcelona: Tusquets, pp. 363-374.

Barthélemy-Madaule, M. 1979: *Lamarck ou le mythe du précurseur*. Paris: Seuil.

Bates, H. 1862: "Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley". *Transactions of the Linnean Society* 23, pp. 495-566.

Bates, H. 1989[1863]: *The Naturalist on the River Amazons*. New York: Penguin.

Bates, M. 1950: *The Nature of Natural History*. New York: Scribner.

Bates, M. 1960: "Ecology and evolution". *In* S. Tax (Ed.): *Evolution after Darwin*, Vol. I. Chicago: Chicago University Press, pp. 547-568.

Bateson, W. 1894: *Materials for the Study of Variation Treated With Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species*. London: Macmillan.

Baum, D. & Donoghue, M. 2001: "A likelihood framework for the phylogenetic analysis of adaptation". *In* S. Orzack & E. Sober (Eds.): *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 24-44.

Beccaloni, G. 2008: "Homes sweet homes: a biographical tour of Wallace's many places of residence". *In* C. Smith & G. Beccaloni (Eds.): *Natural Selection and Beyond: the Intellectual Legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford, Oxford University Press, pp. 7-45.

Becquemont, D. 2010: "*Design*: histoire du mot et du concept: science de la nature, théologie, esthétique". *In* J. Gayon & A. Ricqlés (Eds.): *Les fonctions: des organismes aux artefacts*. Paris: PUF, pp. 81-98.

Bell, C. 1837: *The Hand: Its Mechanism and Vital Endowments as Evincing Design*. London: W. Pickering.

Belt, T. 1888: *The Naturalist in Nicaragua*, 2nd ed. London: Bumpus & Bars.

Berry, A. 2008: "Ardent beetle-hunters: natural history, collecting and the theory of evolution", *In* C. Smith & G. Beccaloni (Eds.): *Natural Selection and Beyond: the Intellectual Legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford, Oxford University Press, pp. 47-65.

Biberg, I. 1972[1749]: "L'économie de la nature". *In* B. Jazmin & C. Limoges (Eds.): *Linné, l'Équilibre de la nature*. Paris: Vrin, pp. 57-101.

Bichat, X. 1994[1822] *Recherches physiologiques sur la vie et la mort* (première partie). Paris: Flammarion.

Blanckaert, C. 1997: "Collecter, observer, classer". *In* C. Blanckaert, C.; C. Cohen; P. Corsi, P; J. Fischer (Eds.): *Le Muséum au premier siècle de son histoire*. Paris: Editions du Muséum National d'Historie Naturelle, pp. 159-162.

Blanco, D. 2008: "La naturaleza de las adaptaciones en la teología natural británica: análisis historiográfico y consecuencias metateóricas". *Ludus Vitalis* 16, pp. 3-26.

Bock, W. 2003: "Ecological aspects of the evolutionary processes". *Zoological Science* 20, pp. 279-289.

Bock, W. 2009: "The Darwin-Wallace myth of 1858". *Proceeding of the Zoological Society* 62 (1), pp. 1-12.

Bock, W. & Wahlert, G. 1998: "Adaptation and the form-function complex". *In* C. Allen; M. Beckoff; G. Lauder (Eds.): *Nature's Purposes: Analysis of Function and Design in Biology*. Cambridge, MIT Press, pp. 117-168.

Bond, A. 2007: "The evolution of color polymorphism: cripticity, searching images and apostatic selection". *Annual Review of Ecology and Systematics* 38, pp. 489-514.

Borradaile, L. 1923: *The Animal and its Environment: a Text-Book of the Natural History of Animals*. London: H. Frowde and Hodder & Stoughton.

Bourguet, M. 1997: "Voyage et historie naturelle". *In* C. Blanckaert ; C. Cohen; P. Corsi; J. Fischer (Eds.): *Le Muséum au premier siècle de son histoire*. Paris: Editions du Muséum National d'Historie Naturelle, pp. 163-196.

Bowler, P. 1985: *El eclipse del darwinismo: Teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900*. Barcelona: Labor.

Bowler, P. 1989: *Evolution*. Berkeley: University of California Press.

Bowler, P. 1996: *Life's Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life Ancestry*. Chicago: The University of Chicago Press.

Bowler, P. 1998: *Historia Fontana de las ciencias ambientales*. México: Fondo de Cultura Económica.

Bowler, P. 2001: "La salida al público". *In* A. Barahona; E. Suárez; S. Martínez (Eds.): *Filosofía e historia de la biología*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 219-236.

Bowler, P. 2010: "Rethinking Darwin's position in the history of science". *In* M. Bell; D. Futuyma; W. Eanes; J. Levinton (Eds.): *Evolution Since Darwin: the First 150 years*. Sunderland: Sinauer, pp. 31-48.

Boyle, R. 1985[1666]: "Consideraciones y experimentos sobre el origen de las formas y cualidades (Parte teórica)". *In* C. Solís (Ed.): *Robert Boyle, física, química y filosofía mecánica*. Madrid: Alianza, pp. 193-244.

Brandon, R. 1990. *Adaptation and Environment*. Princeton, Princeton University Press.

Brandon, R. 2010. "The Principle of drift: Biology's first law". *In* A. Rosenberg & R. Arp (Eds.): *Philosophy of Biology*. Malden: Wiley-Blackwell, pp. 84-94.

Brandon, R. & Mcshea, D. 2010: *Biology's First Law: the Tendency for Diversity and Complexity to Increase in Evolutionary Systems*. Chicago: The University of Chicago Press.

Brewer, R. 1994: *The Science of Ecology*. Philadelphia: Saunders.

Brown, J. 1991: "New approaches and methods in Ecology". *In* L. Real & J. Brown (Eds.): *Foundations of Ecology: Classic Papers with Commentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 445-455.

Buffon, G. 1749a: *Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T. II. Paris: L'Imprimerie Royale.

Buffon, G. 1749b: *Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T. III. Paris: L'Imprimerie Royal.

Buffon, G. 1761: *Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T. IX. Paris: L'Imprimerie Royale.

Buffon, G. 1766: *Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T. XIV. Paris: L'Imprimerie Royale.

Buffon, G. 1868[1753]: "L'ane" (*Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T.IV). *In* J. Pizzetta (Ed.): *Œuvres de Buffon*, T. III. Paris: Parent-Desbarres, pp. 35-43.

Buffon, G. 1986[1749]: *De la Manière d'Étudier et de Traiter l'Historie Naturelle* (*Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T.I, premier discours). Paris: Société des Amis de la Bibliothèque Nationale.

Buffon, G. 1988[1778]: *Les Époques de la Nature*. Édition critique de J. Roger. Paris: Mémoires du Muséum National de Histoire Naturelle.

Buffon, G. 2007[1753a]: "Le boeuf" (*Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T.IV). *In* S. Schmitt (Ed.): *Œuvres de Buffon*. Paris: Gallimard, pp. 571-593.

Buffon, G. 2007[1753b]: "Le cheval" (*Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T.IV). *In* S. Schmitt (Ed.): *Œuvres de Buffon*. Paris: Gallimard. pp. 503-553.

Buffon, G. 2007[1755]: "Le cochon, le cochon se Siam, et le sanglier" (*Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T.V). *In* S. Schmitt (Ed.): *Œuvres de Buffon*. Paris, Gallimard, pp. 620-639.

Buffon, G. 2007[1756a]: "Le cerf"(*Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T.VI). *In* S. Schmitt (Ed.): *Œuvres de Buffon*. Paris: Gallimard. pp. 708-733.

Buffon, G. 2007[1756b]: "Les animaux sauvages" (*Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T.VI). *In* S. Schmitt (Ed.): *Œuvres de Buffon*. Paris: Gallimard. pp. 703-707.

Buffon, G. 2007[1758a] "Les animaux carnassiers" (*Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T.VII). *In* S. Schmitt (Ed.): *Œuvres de Buffon*. Paris: Gallimard, pp. 747-767.

Buffon, G. 2007[1758b]: "Le loup" (*Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T.VII). *In* S. Schmitt (Ed.): *Œuvres de Buffon*. Paris: Gallimard. pp. 768-776.

Buffon, G. 2007[1764]. "Le buffle, le bonasus, l'auroch, le bison et le zébu" (*Histoire Naturelle Générale et Particulière*, T.XI). *In* S. Schmitt (Ed.): *Œuvres de Buffon* uvres de Buffon. Paris: Gallimard. pp. 952-983.

Buffon, G. 2007[1780]: "Les toucans" (*Histoire Naturelle des Oiseaux*, T.VI). *In* S. Schmitt (Ed.): *Œuvres de Buffon*. Paris: Gallimard, pp. 1167-1173.

Burckhardt, R. 1995: *The Spirit of System: Lamarck and Evolutionary Biology*. Cambridge, Harvard University Press.

Cain, A. 1970[1954]: *Las especies animales y su evolución*. Barcelona: Labor.

Cain, A. 1989[1964]: "The perfection of animals". *Biological Journal of the Linnean Society* 36, pp. 3-29.

Candy, R. & Guilford, T. 1999: "The evolution of multimodal warning displays". *Evolutionary Ecology*, 13 (7/8), pp. 655-671.

Canguilhem, G. 1965: *La Connaissance de la Vie*. Paris: Vrin.

Canguilhem, G.; Lapassade, G.; Piquemal, J.; Ulmann, J. 1962: *Du développement à l'évolution au XIX siècle*. Paris: PUF.

Caponi, G. 1995: "Epistemología en clave institucional". *Manuscrito* 18 (1), pp. 65-96.

Caponi, G. 1996: "De Viena a Edimburgo: Karl Popper e os dois programas da Sociologia do Conhecimento". *Reflexão* 64/65, pp. 77-106.

Caponi, G. 2000 : "Le bricolage de l'évolution". *Le sens de la vie: la finalité dans les sciences de la vie*, Hors-Série *Sciences et Avenir*, pp. 18-23.

Caponi, G. 2003a: "Darwin: entre Paley y Demócrito". *História, Ciência, Saúde* 10 (3), pp. 993-1023.

Caponi, G. 2003b: "Experimentos en biología evolutiva: ¿Qué tienen ellos que los otros no tengan?". *Episteme* 16, pp. 61-97.

Caponi, G. 2004: "La navaja de Darwin". *Ludus Vitalis* 22, pp. 9-38.

Caponi, G. 2005: "O *Principio de Hardy-Weinberg* como *ideal de ordem natural* da biologia evolutiva". *In* A. Regner & L. Rohden (Eds.): *A filosofia e a ciência redesenham horizontes*. São Leopoldo: UNISINOS, pp. 225-235.

Caponi, G. 2006a: "Retorno a Limoges: la adaptación en Lamarck". *Asclepio* 58 (1), pp. 7-42.

Caponi, G. 2006b: "El viviente y su medio: antes y después de Darwin". *Scientiae Studia* 4 (1), pp. 9-43.

Caponi, G. 2008a: *Georges Cuvier: un fisiólogo de museo*. México: UNAM-LIMUSA.

Caponi, G. 2008b: "El segundo pilar: la *biología evolucionaria desenvolvimiental* y el surgimiento de una teoría complementaria a la *teoría de la selección natural*". *Ludus Vitalis* 29, pp. 2-32.

Caponi, G. 2008c: "De Humboldt a Darwin: una inflexión clave en la historia de la biogeografía". *Geosul* 45, pp. 27-42.

Caponi, G. 2009a: "Definitivamente no estaba ahí: la ausencia de la *teoría de la selección natural* en 'Sobre la tendencia de las variedades a apartarse indefinidamente del tipo original' de Alfred Russel Wallace". *Ludus Vitalis* 17, pp. 55-73.

Caponi, G. 2009b: "Historia del ojo: Nietzsche para darwinianos; Darwin para nietzscheanos". *Temas & Matizes* 15 (1), pp. 10-26.

Caponi, G. 2010a: *Buffon*. México: UAM (Biblioteca Básica).

Caponi, G. 2010b: "Análisis funcionales y explicaciones seleccionales en biología: una crítica de la concepción etiológica de función". *Ideas y Valores* 143, pp. 51-72.

Caponi, S. 2007: "Sobre la aclimatación: Boudin y la geografía médica". *História, Ciências, Saúde* 14 (1), pp. 13-38.

Caro, T. 2005a: *Antipredator Defenses in Birds and Mammals*. Chicago: University of Chicago Press.

Caro, T. 2005b: "The adaptive significance of colorations in mammals". *BioScience* 55 (2), pp. 125-36.

Caro, T.; Merilaita, S.; Stevens, M. 2008: "The colours of animals: from Wallace to the present day, I". *In* C. Smith & G. Beccaloni (Eds.): *Natural Selection and Beyond: the Intellectual Legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford: Oxford University Press, pp. 125-143.

Caro, T.; Hill, G.; Lindström, L.; Speed, M. 2008: "The colours of animals: from Wallace to the present day, II". *In* Smith, C. & Beccaloni, G. (Eds.): *Natural Selection and Beyond: the Intellectual Legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford: Oxford University Press, pp. 144-165.

Carpenter, G. & Ford, E. 1933: *Mimicry*. London: Methuen.

Carpenter, G. 1837: "Mimicry, as viewed by professor Shull". *Science* 85 (2206), pp. 356-359.

Cassirer, E. 1948: *El problema del conocimiento*, Vol. IV. México: Fondo de Cultura Económica.

Clauzade, L. 2010: "Tissus, propriétés, fonctions: le terme «fonction» dans la Biologie française du début du XIXe siècle". *In* J. Gayon & A. Ricqlés (Eds.): *Les fonctions: des organismes aux artefacts*. Paris: PUF, pp. 65-80.

Clements, F. 1905: *Research Methods in Ecology*. Lincoln: Nebraska University.

Colinvaux, P. 1983: *Por qué son escasas las fieras*. Buenos Aires: Orbis.

Collingwood, R. 1940. *An Essay on Metaphysics*. Oxford: Oxford University Press.

Collins, J. 2000[1986]: "Evolutionary Ecology and the use of natural selection". *In* D. Keller & F. Golley (Eds.): *The Philosophy of Ecology*. Athens: The University of Georgia Press, pp. 288-303.

Conry, Y. 1974: *L'Introduction du darwinisme en France au XIXe siècle*. Paris: Vrin.

Cooper, G. 2003: *The Science of the Struggle of Existence*. Cambridge: Cambridge University Press.

Corsi, P. 2001: *Lamarck*. Paris, CNRS.

Cott, H. 1940: *Adaptive Coloration in Animals*. London: Methuen.

Cott, H. 1954: "Allaesthetic selection and its evolutionary aspects". *In* J. Huxley; A. Hardy; E. Ford (Eds.): *Evolution as a Process*. London: Allen & Unwin, pp. 47-70.

Coulter, J. 1909: "The theory of natural selection from the stand point of Botany". *In* T. Chamberlin (Ed.): *Fifty Years of Darwinism (Modern Aspects of Evolution)*. New York: Holt & Co., pp. 57-71.

Cramer, F. 1896: *The Method of Darwin*. Chicago: McClurg & Co.

Cranbrook, E. 2008: "Alfred Wallace, field collector". Preface to C. Smith & G. Beccaloni (Eds.): *Natural Selection and Beyond: the Intellectual Legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford: Oxford University Press, pp. ix-xix.

Cronin, H. 1991: *The Ant and the Peacock*. Cambridge: Cambridge University Press.

Crow, J. 2007: "Sewall Wright". *In* M. Matthen & C. Stephens (Eds.): *Philosophy of Biology*. Amsterdam: Elsevier, pp. 87-100.

Cunico, A. 2010: "Georges Evelyn Hutchinson: o precursor da Ecologia moderna. *In* A. Petry; F. Pelicice; M. Bellini (Eds.): *Ecólogos e suas histórias: um olhar sobre a construção das idéias ecológicas*. Maringá: UEL, 125-140.

Cushing, P. 1997: "Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: a review". *Florida Entomologist* 80 (2), pp. 165-193.

Cuvier, G. 1798: *Tableau Élémentaire de l'Histoire Naturelle des Animaux*. Paris: Baudouin.

Cuvier, G. 1805: *Leçons d'Anatomie Comparée*, T.I. Paris: Baudouin.

Cuvier, G. 1817a: *Le Règne Animal*, T. I. Paris: Deterville.

Cuvier, G. 1817b: *Mémoires pour servir a l'histoire et a l'anatomie des mollusques*. Paris: Deterville.

Cuvier, G. 1858[1788]: Lettre a C. M. Staff, 17/11/1788. *In* L. Marchant (Ed.): *Lettres de G. Cuvier a C.M. Pfaff*. Paris: Masson, pp. 69-75.

Cuvier, G. 1861[1824]: "Extrait d'un rapport sur l'état de l'histoire naturelle et ses accroissements depuis le retour de la paix maritime". *Recueil des éloges historiques lus dans les séances publiques de l'Institut de France* 3, pp. 271-292.

Cuvier, G. 1978[1800]: "Instrucciones sobre las investigaciones a realizar en torno de las diferencias anatómicas entre las varias razas humanas". *In* C. Bilbao (Ed.): *La ciencia del hombre en el siglo XVIII*.

Cuvier, G. 1992[1812] : *Discours Préliminaire a las Recherches Sur les Ossements Fossiles de Quadrupèdes*. Paris: Flammarion.

Darwin, C. 1859: *On the Origin of Species*. London: Murray.

Darwin, C. 1868: *The Variation of Animals and Plants Under Domestication*, 2 Vols. London: Murray.

Darwin, C. 1877: *The Various Contrivances by which Orchids are Fertilized by Insects*, 2nd ed. London: Murray.

Darwin, C. 1878a: *The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom*, 2nd ed. London: Murray.

Darwin, C. 1878b: *The Different Forms of Flowers and Plants of the Same Species*, 2nd ed. London: Murray.

Darwin, C. 1892[1862]: "Letter to Henry Bates: Down, 26/11/1862". *In* F. Darwin (Ed.): *The Autobiography of Charles Darwin and Selected Letters*. New York: Appleton & co, pp. 266-267.

Darwin, C. 1892: *Charles Darwin, his Life Told in an Autobiographical Chapter and in a Selected Series of his Published Letters* (edited by Francis Darwin). New York: Appleton.

Darwin, C. 1902[1845]: *Mi viaje alrededor del mundo* (*Voyage of the Beagle*, 2nd ed). Valencia, Prometéo.

Darwin, C. 1903[1862]: "Letter to Asa Gray: Down, 23/07/1862 [letter nº 139]". *In* F. Darwin, F. & A. Seward (Eds.): *More Letters of Charles Darwin*, V. II. London: Murray, pp. 202-203.

Darwin, C. 1959: *The Origin of Species. A Variorum Edition* (edited by M. Peckham). Philadelphia: University of Pennsylvania Press.

Darwin, C. 1977[1837]: "Remarcks upon the habits of the Genera Geospiza, Camarhynchus, Cactornis, and Certhidea of Gould". *In* P. Barrett (Ed.): *The Collected Papers of Charles Darwin*, Vol. I. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 40

Darwin, C. 1977[1862]: "On the two forms, or dimorphic condition, in the species of Primula, and on their remarkable sexual relations". *In* P. Barrett (Ed.): *The Collected Papers of Charles Darwin*, Vol. II. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 45-63.

Darwin, C. 1977[1863]: "A review of H. W. Bates' paper on *mimetic butterflies*". *In* P. Barrett (Ed.): *The Collected Papers of Charles Darwin, Vol.* II. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 87-93.

Darwin, C. 1987: *Notebooks 1837-1844*. Cambridge: Cambridge University Press.

Darwin, C. 1989[1839]: *Voyage of the Beagle*, 1st ed. London: Penguin.

Darwin, C. 1996[1842]: "Sketch on selection under domestication, natural selection, and organic beings in the wild state". *In* T. Glick & D. Kohn (Eds.): *Darwin: on Evolution*. Indianapolis: Hackett, pp. 89-99.

Darwin, C. 1996[1844]: "Essay on variation of organic beings in the wild state". *In* T. Glick & D. Kohn (Eds.): *Darwin: on Evolution*. Indianapolis: Hackett, pp. 99-115.

Darwin, C. 1996[1856]: "On the principle of divergence" [1856]. *In* T. Glick & D. Kohn (Eds.): *Darwin: on Evolution*. Indianapolis: Hackett, pp. 130-151.

Darwin, C. 1996[1859]: Letter to Charles Lyell: Down, 20/09/1859. *In* F. Burkhardt (Ed.): *Charles Darwin's Letters, a Selection (1825-1859)*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 205.

Darwin, C. 1997[1865]: Carta a F. Müller, 20/9/1865. *In* C. Zillig (Ed.) *Dear Mr. Darwin: a intimidade da correspondência entre Fritz Müller e Charles Darwin*. São Paulo: Sky, pp. 122.

Darwin, C. 1998[1872]: *On the Origin of Species*, 6th ed. New York: The Modern Library.

Darwin, C. 2004[1879]: *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: Penguin.

Darwin, C. & Wallace, A. 1977[1858]: "On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection". *In* P. Barrett (Ed.) *The Collected Papers of Charles Darwin*, Vol. II. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 3-18.

Daudin, H. 1926a: *De Linné à Lamarck: Méthodes de la classification et idée de série en botanique et en zoologie*. Paris, F. Alcan.

Daudin, H. 1926b: *Cuvier et Lamarck: les classes zoologiques et l'idée de série animale 1790-1830*, Vol. I. Paris: F. Alcan.

Daudin, H. 1927: *Cuvier et Lamarck: les classes zoologiques et l'idée de série animale 1790-1830*, Vol. II. Paris: F. Alcan.

Davenport, B. 1909: "Mutation". *In* T. Chamberlin (Ed.): *Fifty Years of Darwinism (Modern Aspects of Evolution)*. New York: Holt & Co., pp. 160-181.

Davis, D. 1964: "The giant panda: a morphological study of evolutionary mechanisms". *Fieldiana* [Memoirs of Zoology] 3, pp. 1-339.

Davies, N. & Krebs, J. 1987: *An Introduction to Behavioral Ecology* Sinauer: Sunderland.

Davies, N. & Krebs, J. 1997: "The evolution of Behavioral Ecology". *In* N. Davies & J. Krebs (Eds.): *Behavioral Ecology*. Blackwell: Malden, pp. 3-14.

Dawkins, R. 1996: *The Blind Watchmaker*. London: Norton & Co.

Dawkins, R. 2006: *Climbing Mount Improbable*. London: Penguin.

De Beer, G. 1997[1971]: "Homology: an unsolved problem". *In* M. Ridley, M. (Ed.): *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 215-221.

De Candolle, Ag. 1820: "Géographie Botanique". *In* F. Cuvier (Ed.): *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, T. XVIII. Paris : Levrault, pp. 359-436.

De Candolle, Al. 1855: *Géographie Botanique raisonnée*, T.I. Paris: Masson.

Dean, B. 1902: "A case of mimicry outmimicked? Concerning *Kallima* butterflies in museums". *Science* 16 (412), pp. 832-833.

Del-Claro, K. 2010: *Introdução à Ecologia Comportamental*. Rio de Janeiro: Technical Books.

Delsol, M. & Exbrayat, J. 2002: *L'évolution biologique: faits, théories, épistémologie, philosophie*. Paris: Vrin.

Dennett, D. 1995: *Darwin's Dangerous Idea*. London: Penguin.

Depew, D. & Weber, B. 1995: *Darwinism Evolving*. Cambridge: MIT Press.
Desmond, A. & Moore, J. 2000: *Darwin: a vida de um evolucionista atormentado*. São Paulo, Geração.
Dettner, K. & Liepert, C. 1994: "Chemical mimicry and camouflage". *Annual Review of Entomology* 39 (1), pp. 129-154.
Dobzhansky, T. 1960: "Evolution and environment". *In* S. Tax (Ed.): *Evolution After Darwin*, Vol. I. Chicago: Chicago University Press, pp. 403-428.
Drouin, J. 1993: *L'Écologie et son histoire*. Paris: Flammarion.
Drouin, J. 1997: "De Linné à Darwin: les voyageurs naturalistes". *In* M. Serres (Ed.): *Éléments d'histoire des sciences*. Paris: Larousse, pp. 479-501.
Drouin, J. 2001: "Analogies et contrastes entre l'expédition d'Egypte et le voyage d'Humboldt et Bompland". *História, Ciências, Saúde* 8 (suplemento), pp. 839- 862.
Drouin, J. 2009 : "Darwin et la beauté des fleurs". *Ludus Vitalis* 17, pp. 75-86.
Eberhard, W. 1977: "Aggressive chemical mimicry by a bolas spider". *Science*, New Series, 198 (4322), pp. 1173-1175.
Edmund, M. 2000: "Why are there good and poor mimics?". *Biological Journal of The Linnean Society* 70, pp. 459-466.
Edmund, M. 1993: "Does mimicry of ants reduce predation by wasps on salticid spiders?". *Memoirs of the Queensland Museum* 33, pp. 507-512.
Edmund, M. & Edmund, J. 1974: "Polymorphic mimicry and natural selection: a reappraisal". *Evolution* 28 (3), pp. 402-407.
EIgenmann, C. 1909: "Adaptation". *In* T. Chamberlin (Ed.): *Fifty Years of Darwinism (Modern Aspects of Evolution)*. New York: Holt & Co., pp. 182-208.
Eldredge, N. 2005: *Darwin: Discovering the Tree of Life*. New York: Norton & Co.
Eldredge, N. & Craft, J. 1980: *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press.
Elton, C. 1927: *Animal Ecology*. London: Sidwick & Jackson.
Elton, C. 1938: "Animals numbers and adaptation". *In* G. De Beer (Ed.): *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 127-137.
Emerson, A. 1960: "The evolution of adaptation in population systems". *In* S. Tax (Ed.): *Evolution After Darwin*, Vol. I. Chicago: Chicago University Press, pp. 307-348.
Endler, J. 1986: *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton University Press.
Endler, J. 2006: "Disruptive and cryptic coloration". *Proceedings of The Royal Society B* 273, pp. 2425-2426.
Endler, J. 2010: Editorial note. *Evolutionary Ecology* 24, pp. 955-956.

Endler, J.; Wilson, D.; Heinsohn, R. 2007: "The adaptative significance of ontogenetic colour change in a tropical python". *Biology Letters* 3, pp. 40-43.

Evelyn Hutchinson, G. 1959: "Homage to Santa Rosalía or why are there so many kinds of animals". *American Naturalist* 93 (870), pp. 342-361.

Evelyn Hutchinson, G. 1965: *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. New Haven: Yale University Press.

Fagan, M. 2008: "Theory and practice in the field: Wallace's work in Natural History (1844-1858)". *In* C. Smith & G. Beccaloni (Eds.): *Natural Selection and Beyond: the Intellectual Legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford: Oxford University Press, pp. 66-90.

Faria, F. 2010: *Georges Cuvier e a instauração da paleontologia como ciência*. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação Interdisciplinar em Ciências Humanas da Universidade Federal de Santa Catarina: Florianópolis.

Feder, M. 1998: "Testing the evolutionary origin and maintenance of Symmorphosis". *In* E. Weibel; R. Taylor; L. Bolis (Eds.): *Principles of Animal Design: the Optimization and Symmorphosis Debate*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 48-55.

Fernández Campón, F. 2007: "Aranhas que enganam: estratégias de ilusão utilizadas por espécies miméticas". *In* M. Gonzaga; A. Santos; H. Japyassú (Eds.): *Ecologia e comportamento de aranhas*. Rio de Janeiro: Interciência, pp. 257-276.

Flourens, P. 1841: *Analyse Raisonnée des Travaux de Cuvier*. Paris: Paulin.

Flourens, P. 1850: *Histoire des Travaux et Des Idées de Buffon*. Paris: Hachette.

Flourens, P. 1861: *Ontologie naturelle*. Paris: Garnier.

Flourens, P. 1864: *Examen du livre de M. Darwin sur l'Origine des Espèces*. Paris: Garnier.

Ford, E. 1938: "The genetic basis of adaptation". *In* G. De Beer (Ed.): *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 43-55.

Ford, E. 1954: "Problems in the evolution of geographical races". *In* J. Huxley; A. Hardy; E. Ford (Eds.): *Evolution as a Process*. London: Allen & Unwin, pp. 99-108.

Ford, E. 1960: "Evolution in progress". *In* S. Tax (Ed.): *Evolution After Darwin*, Vol.I. Chicago: Chicago University Press, pp. 181-196.

Ford, E. 1975: *Ecological Genetics*, 4th ed. London: Chapman & Hall.

Ford, E. 1980a: "Some recollections pertaining to the Evolutionary Synthesis". *In* E. Mayr & W. Provine (Eds.): *The Evolutionary Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 341-2.

Ford, E. 1980b: *Genética e Adaptação*. São Paulo: EDUSP.

Ford, E. 1981: *Taking Genetics into the Countryside*. London: Weinfeld & Nicolson.

Ford, E.; Creed, E.; McWyirter, K. 1964: "Evolutionary studies on *Maniola jurtina*: the isles of Scilly, 1958-59". *Heredity* 19 (3), pp. 471-488.

Ford, E. & Dowdeswell, W. 1955: "Ecological genetics of *Maniola jurtina L.* of the isles of Scilly". *Heredity* 9 (2), pp. 265-272.

Foucault, M. 1963: *Naissance de la clinique*. Paris: PUF.

Foucault, M. 1994[1970]: "La situation de Cuvier dans l'histoire de la biologie". *In* M. Foucault: *Dits et Écrits*, T. II. Paris: Gallimard, pp. 30-66.

Franks, D. & Noble, J. 2004: "Batesian mimics influence mimicry ring evolution". *Proceedings of the Royal Society B* 271, pp. 191-196.

Freire-Maia, N. 1988: *De Darwin à Teoria Sintética*. São Paulo: EDUSP.

Futuyma, D. 1986: "Reflections on reflections: Ecology and Evolutionary Ecology". *Journal of the History of Biology* 19 (2), pp. 303-312.

Futuyma, D. 2010: "Evolutionary Biology: 150 years of progress". *In* M. Bel; D. Futuyma; W. Eanes; J. Levinton (Eds.): *Evolution Since Darwin: the First 150 Years*. Sunderland: Sinauer, pp. 3-30.

Galliez, M.; Leite, M.; Queiroz, T.; Fernandez, F. 2009: "Ecology of the water opossum *Chironectes minimus* in Atlantic forest streams of southeastern Brazil". *Journal of Mamalogy* 90, pp. 93-103.

Gause, G. 1934: *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins.

Gayon, J. 1992: *Darwin et l'après-Darwin*. Paris: Kimé.

Gayon, J. 1995: "La Biologie darwinienne de l'évolution est-elle réductionniste?". *Revue Philosophique de Louvain* 93, pp. 111-139.

Gayon, J. 1998 : "Hasard et évolution". *In* H. Le Guyader (Ed.): *L'évolution*. Paris: Pour la Science, pp. 12-4.

Gayon, J. 2006 : "Hérédité des caractères acquis". *In* P. Corsi; J. Gayon; G. Gohau; S. Tirard: *Lamarck, philosophe de la nature*. Paris: PUF, pp. 105-163.

Gayon, J. 2009 : Préface a R. Delisle: *Les philosophies du Néo-darwinisme*. Paris: PUF, pp. 1-5.

Gedner, C. 1972 [1752]: "A quoi cela sert-il?". *In* B. Jazmin & C. Limoges (Eds.): *Linné, L'Équilibre de la nature*. Paris: Vrin, pp. 146-167.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. 1998 [1830] : *Principes de Philosophie Zoologique* (le texte complet). *In* H. Le Guyader: *Geoffroy Saint-Hilaire*. Paris : Belin, pp. 130-237.

Geoffroy Saint-Hilaire, I. 1832: "Recherches zoologiques et physiologiques sur les variations de la taille chez les animaux et dans les races humaines". *Mémoires présentés par divers savants a l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France* 3, pp. 503-572.

Geoffroy Saint-Hilaire, I. 1859: *Histoire Naturelle Générale des Règnes Organiques*, T.II. Paris: Masson.

Geoffroy Saint-Hilaire, I. 1861: *Acclimatation et Domestication des Animaux Utiles*. Paris: Librairie Agricole de la Maison Rustique.

Ghiselin, M. 1983: *El triunfo de Darwin*. Madrid: Cátedra.

Gillispie, C. 1959: "Lamarck and Darwin in the history of science". *In* G. Bentley; W. Strauss; O. Temkin (Eds.): *Forerunners of Darwin: 1745-1859*. Baltimore: The John Hopkins University Press, pp. 265-291.

Ginnobili, S. 2009a: "Adaptación y función: el papel de los conceptos funcionales en la teoría de la selección natural". *Ludus Vitalis* 17, pp. 3-24.

Ginnobili, S. 2009b: "El poder unificador de la teoría de la selección natural". *In* M. Barboza; D. Ávila; C. Píccoli; J. Cornaglia (Eds.): *150 años después: la vigencia de la teoría evolucionista de Charles Darwin*. Rosario: Universidad Nacional de Rosario, pp. 141-154.

Ginnobili, S. 2010: "La teoría de la selección natural darwiniana". *Theoria* 67, pp. 37-58.

Ginnobili, S. & Blanco, D. 2007: "Gould y Lewontin contra el adaptacionismo: elucidación de críticas". *Scientiae Studia* 5 (1), pp. 35-48.

Giordan, A. 1987: *Histoire de la Biologie*, T.II. Paris: Lavoisier.

Glick, T. & Kohn, D. 1996: *Charles Darwin: on Evolution*. Indianapolis: Hackett.

Godfrey-Smith, P. 2001: "Three kinds of adaptationism". *In* H. Orzack & E. Sober (Eds.): *Adaptation and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Pres, pp. 335-357.

Gould, S. 1983: *El pulgar del panda*. Madrid: Blume.

Gould, S. 1994: *Ocho cerditos*. Barcelona: Crítica.

Gould, S. 2003: "Da transmutação da lei de Boyle à revolução de Darwin". *In* A. Fabian (Ed.): *Evolução: sociedade, ciência e universo*. Baurú, EDUSC, pp. 11-40.

Gould, S. 2002: *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: Harvard University Press.

Gould, S. & Lewontin, R. 1979: "The Spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the *adaptationist programme*". *Proceedings of The Royal Society B* 205, pp. 581-598.

Gould, S. & Vrba, E. 1982: "*Exaptation*: a missing term in the science of form". *Paleobiology* 8 (1), pp. 4-15.

Gouyon, P.; Henry, J.; Arnould, J. 1997: *Les avatars du gène: la théorie néodarwinienne de l'évolution*. Paris: Belin.

Grant, P. 1984: "Recent research on the evolution of land birds on the Galapagos". *Biological Journal of the Linnean Society* 21 (1&2), pp. 113-136.

Grant, P. 1998: "La sélection naturelle et les pinsons de Darwin". *In* H. Le Guyader (Ed.): *L'évolution*. Paris: Pour la Science, pp. 180-186.

Grant, P. 1999: *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton: Princeton University Press.

Grant, P. 2000: "What does it mean to be a naturalist at the end of the twentieth century?". *The American Naturalist* 155 (1), pp. 1-12.

Grene, M. 2001: "Darwin, Cuvier and Geoffroy: comments and questions". *Journal of History and Philosophy of Life Sciences* 23, pp. 187-211.

Grene, M. & Depew, D. 2004: *The Philosophy of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.

Gualtieri, R. 2009: *Evolucionismo no Brasil: ciência e educação nos museus, 1870-1915*. São Paulo: Livraria da Física.

Guillo, D. 2003: *Les figures de l'organisation*. Paris: PUF.

Guillo, D. 2007: *Qu'est-ce que l'évolution?* Paris: Ellipses.

Haeckel, E. 1866: *Generelle morphologie der organismen*, B.II. Berlin: Reimer.

Haeckel, E. 1947[1868]: *Historia de la creación de los seres organizados según leyes naturales*. Buenos Aires: Americana.

Hagen, J. 1999: "Retelling experiments: H.B.D. Kettlewells studies of industrial melanism in peppered moths". *Biology & Philosophy* 14, pp. 38-54.

Helferich, G. 2005: *O Cosmos de Humboldt*. Rio de Janeiro: Objetiva.

Hennig, W. 1968: *Elementos de una sistemática filogenética*. Buenos Aires: EUDEBA.

Hodge, J. 2000: "Knowing about evolution: Darwin and his theory of natural selection". *In* R. Creath & J. Maienschein (Eds.): *Biology and Epistemology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 27-47.

Holen, O. & Johnston, R. 2006: "Context-dependent discrimination and the evolution of mimicry". *American Naturalist* 167 (3), pp. 377-389.

Hoquet, T. 2010: "Darwin teleologist? Design in the orchids". *Comptes rendues biologies* 333, pp. 119-128.

Hudson, W. 1980[1918]: *Allá lejos y hace tiempo*. Caracas, Biblioteca Ayacucho.

Hudson, W. 1984[1892]: *Un naturalista en el Plata*. Buenos Aires: Libros de Hispanoamérica.

Humboldt, A. 1991a[1802]: *Viaje a las Regiones Equinocciales del Nuevo Mundo*, Vol.II. Caracas: Monte Ávila.

Humboldt, A. 1991b[1802]: *Viaje a las Regiones Equinocciales del Nuevo Mundo*, Vol. III. Caracas: Monte Ávila.

Humboldt, A. 1991c[1802]: *Viaje a las Regiones Equinocciales del Nuevo Mundo*, Vol. IV. Caracas: Monte Ávila.

Humboldt, A. 1805: "Essai sur le Géographie des Plantes". *In* A. Humboldt & A. Bonpland: *Voyage de Humboldt et Bonpland*, T. 15. Paris: Levrault & Schoell, pp. 13-35.

Humboldt, A. 1811: "Essai sur l'histoire naturelle du condor". *In* A. Humboldt & A. Bonpland: *Voyage de Humboldt et Bonpland: deuxième*

partie (observations de zoologie et d'anatomie comparée). Paris: Schoell & Dufour, pp. 26-45.

Humboldt, A. 1977[1845]: Introducción a *Cosmos: ensayo de una descripción física del mundo. In* R. Figueira (Ed.): *Geografía: ciencia humana*. Buenos Aires, Centro Editor de América Latina, pp. 39-84.

Huxley, J. 1954: "The evolutionary process". *In* J. Huxley; A. Hardy; E. Ford (Eds.): *Evolution as a Process*. London: Allen & Unwin, pp. 1-23.

Huxley, J. 1955: "Morphism and evolution". *Heredity* 9 (1), pp. 1-51.

Huxley, J. 1959: *Nuevos odres para vino nuevo*. Buenos Aires: Hermes.

Huxley, J. 1965 [1943]: *La evolución*. Buenos Aires: Losada.

Huxley, J. & Kettlewel, H. 1985: *Darwin*. Barcelona: Salvat.

Huxley, T. 1898[1856]: "On Natural History, as knowledge, discipline, and power". *In* M. Foster & E. Lankester (Eds.): *Scientific Memoirs of Thomas Huxley*. London: Macmillam, pp. 305-314.

Ingenieros, J. 1920: *La simulación en la lucha por la vida*. Buenos Aires: Schenone Hnos.

Jacob, F. 1973: *La lógica de lo viviente*. Barcelona: Laia.

James, W. 1974[1907]: *Pragmatism*. New York: Meridian.

Janet, P. 1882: *Les causes finales*. Paris: Germer.

Joly, N. 1869: "Projet d'acclimatation du llama et de l'alpaca du Pérou dans les Pyrénées Françaises". *Journal d'Agriculture pratique et d'Économie rurale*, Mai et Juin 1869, pp. 1-15.

Jordanova, L. 1990: *Lamarck*. México: Fondo de Cultura Económica.

Kant, I. 1989[1786]: *Principios metafísicos de la ciencia de la naturaleza*. Alianza: Madrid.

Kant, I. 1992[1790]: *Crítica de la facultad de juzgar*. Caracas: Monte Ávila.

Keller, D. & Golley, F. 2000: "Ecology and evolution". *In* D. Keller & F. Golley (Eds.): *The Philosophy of Ecology*. Athens: The University of Georgia Press, pp. 233-246.

Keller, D. & Golley, F. (2000-Eds.): *The Philosophy of Ecology*. Athens: The University of Georgia Press.

Kellogg, V. 1907: *Darwinism To-day*. New York: Henry Holt & Co.

Kettlewel, H. 1955: "Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera". *Heredity* 9 (3), pp. 323-42.

Kettlewel, H. 1956a: "Further selection experiments on industrial melanism in the *Lepidoptera*". *Heredity* 10 (3), pp. 287-301.

Kettlewel, H. 1956b: "A resumé of investigations on the evolution of melanism in the *Lepidoptera*". *Proceedings of the Royal Society of London* B 145, pp. 297-303.

Kingsland, S. 1991: "Defining ecology as a science". *In* L. Real & J. Brown (Eds.): *Foundations of Ecology: Classic Papers with Comentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 1-13.

Kirby, W. 1837: *On the Power, Wisdom and Goodness of God as Manifested in the Creation of Animals and in their History, Habits and Instincts*. Philadelphia: Carey, Lea & Blanchard.

Kirby, W. & Spence, W. 1858: *An Introduction to Entomology*, 7th ed. London: Longman.

Kitcher, P. 2001: *El avance de la ciencia*. México: UNAM.

Kohn, D. 2009: "Darwin's keystone: the principle of divergence". *In* M. Ruse & R. Richards (Eds): *The Cambridge Companion to The Origin of Species*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 87-108.

Kokko, H. & Jennions, M. 2010: "Behavioral Ecology: the natural history of evolutionary theory". *In* M. Bell; D. Futuyma; W. Eanes; J. Levinton (Eds.): *Evolution Since Darwin: the First 150 Years*. Sunderland: Sinauer, pp. 291-318.

Kupiec, J. 2000: "Histoire d'être". *In* J. Kupiec & P. Sonigo, P.: *Ni Dieu ni gène*. Paris: Seuil, pp. 15-84.

Kury, L. 2001: "Viajantes-Naturalistas no Brasil oitocentista: experiência, relato e imagem". *História, Ciências, Saúde*, 8 (suplemento), pp. 863-880.

Lack, D. 1947: *Darwin's Finches*. Cambridge: University Press.

Lack, D. 1954a: *Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford: Oxford University Press.

Lack, D. 1954b: "The evolution of reproductive rates". *In* J. Huxley; A. Hardy; E. Ford (Eds): *Evolution as a Process*. London: Allen & Unwin, pp. 143-156.

Lack, D. 1965: "Evolutionary Ecology" (Being the Presidential address to the British Ecological Society on 5 January 1965). *Journal of Ecology* 53 (2), pp. 237-245.

Lack, D. 1983[1961]: Prefacio a la segunda edición de *Darwin's Finches*. *In* D. Lack: *Darwin's Finches*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. xii.

Laissus, Y. 1995 : *Le Muséum National d'Histoire Naturelle*. Paris: Gallimard.

Lamarck, J. 1816: *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres*, T. III. Paris: Verdière.

Lamarck, J. 1820: *Système Analytique des Connaissances Positives de L'Homme*. Paris: Belin.

Lamarck, J. 1994[1809] *Philosophie Zoologique*. Paris, Flammarion.

Largent, M. 2009: "The so-called eclipse of Darwinism". *In* J. Cain & M. Ruse (Eds.): *Descended from Darwin*. Philadelphia: American Philosophical Society, pp. 3-21.

Latour, B. 1995: *La science en action*. Paris: Gallimard.

Laurin, M. 2010 "Structure, fonction et évolution de l'oreille moyenne des vertébrés actuels et éteint: interprétations paléobiologiques et phylo-

génétiques". *In* J. Gayon & A. Ricqlès (Eds.): *Les fonctions: des organismes aux artefacts*. Paris : PUF, pp. 189-208.
Le Dantec, F. 1909: *La crise du transformisme*. Paris: F. Alcan.
Le Dantec, F. 1914: *Les influences ancestrales*. Paris: Flammarion.
Le Dantec, F. 1915: *La biologie*. Paris: Larousse.
Ledesma Mateos, I. 2000: *Historia de la biología*. México: AGT Editora.
Leibold, M. & Wooton, T. 2001: Introducción a C. Elton: *Animal Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. xix-lvi.
Leigh, E. 1990: Introducción a J. Haldane: *The Causes of Evolution* [1932]. Princeton: Princeton University Press, pp. ix-xxvi.
Lennox, J. 1991: "Darwinian thought experiments: a function for just-so stories". *In* T. Horowitz & G. Massey (Eds.): *Thought Experiments in Science and Philosophy*. Savage: Rowmam & Littlefield, pp. 223-245.
Lennox, J. 1993: "Darwin was a teleologist?". *Biology & Philosophy* 8, pp. 409-421.
Lennox, J. 2005: "Darwin's methodological evolution". *Journal of the History of Biology* 38, pp. 85-99.
Lewontin, R. 1980: "Theoretical Population Genetics in the Evolutionary Synthesis". *In* E. Mayr & W. Provine (Eds.): *The Evolutionary Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 58-68.
Lewontin, R. 1982: "La adaptación". *In* Los libros de Investigación y Ciencia: *Evolución*. Barcelona: Labor, pp. 139-152.
Lewontin, R. 2000: *The Triple Helix*. Cambridge: Harvard University Press.
Lewens, T. 2007: *Darwin*. London: Routledge.
Limoges, C. 1972: "Introduction" a B. Jazmin & C. Limoges (Eds.): *Linné, L'Équilibre de la nature*. Paris: Vrin, pp. 7-22.
Limoges, C. 1976: *La selección natural*. México: Siglo XXI.
Linneo, C. 2001[1744]: *Discurso sobre el crecimiento de la tierra habitable*. Publicado como apéndice II de N. Papavero ; J. Pujol-Luz; J. Llorente Bousquets: *Historia de la biología comparada*, Vol. 5. México: UNAM, pp. 135-151.
Littré, É. 1997[1834]: "Cuvier et les ossements fossiles". *In* É. Littré: *La science au point de vue philosophique*. Paris: Fayard, pp. 147-166.
Lopes, M. 1995: "As ciências dos Museus: a História Natural, os viajantes europeus e as diferentes concepções de museus no Brasil do século XIX". *In* A. Goldfarb & C. Maia (Eds.): *História da ciência: o mapa do conhecimento*. São Paulo: EDUSP, pp. 721-732.
López Piñero, J. 1992: *La anatomía comparada antes y después del darwinismo* (Vol. 41 de la *Historia de la ciencia y de la técnica AKAL*). Madrid: AKAL.
Lovejoy, A. 1936: *The Great Chain of Being*. Cambridge: Harvard University Press.

Lubchenco, J. & Real, L. 1991: "Manipulative experiments as test of ecological theory". *In* L. Real & J. Brown (Eds.): *Foundations of Ecology: Classic Papers with Comentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 715-733.

Lyell, C. 1832: *Principles of Geology*, Vol. II. London: Murray.

Macdougal, B. 1909: "The direct influence of environment". *In* T. Chamberlin (Ed.): *Fifty Years of Darwinism (Modern Aspects of Evolution)*. New York: Holt & Co., pp. 114-142.

McIntosh, R. 1985: *The Background of Ecology: Concept and Theory*. Cambridge: Cambridge University Press.

Mallet, J. & Joron, M. 1982: "Evolution of diversity in warning color and mimicry". *Annual Review of Ecology and Systematics* 30, pp. 201-233.

Malthus, R. 1983[1798]: *Primer ensayo sobre la población*. Madrid: Sarpe.

Martínez, S. 1997: *De los efectos a las causas*. México: Paidos.

Martínez, S. 1998: "Sobre la relación entre teoría y causalidad en la biología". *In* S. Martínez & A. Barahona (Eds.): *Historia y explicación en biología*. México: Fondo de Cultura Económica, pp. 23-41.

Mayhew, P. 2006: *Discovering Evolutionary Ecology*. Oxford: Oxford University Press.

Maynard Smith, J. 1979: "La evolución del comportamiento". *In* Los libros de Investigación y Ciencia: *Evolución*. Barcelona: Labor, pp. 115-126.

Maynard Smith, J. 1993: *The Theory of Evolution*. Cambrige: Cambridge University Press.

Mayr, E. 1942: *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.

Mayr, E. 1961: "Cause and effect in Biology". *Science* 134, pp. 1501-1506.

Mayr, E. 1976: "Lamarck revisited". *In* E. Mayr: *Evolution and the Diversity of Life*. Cambridge, Harvard University Press, pp. 222-250.

Mayr, E. 1980: "Some thoughts on the history of Evolutionary Synthesis". Prólogo a E. Mayr & W. Provine (Eds.): *The Evolutionary Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 1-50.

Mayr, E. 1988a: "How to carry out the *Adaptationist Program*?". *In* E. Mayr: *Toward a New Philosophy of Biology*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 148-160.

Mayr, E. 1988b: "Adaptation and selection". *In* E. Mayr: *Toward a New Philosophy of Biology*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 133-147.

Mayr, E. 1992: *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona: Crítica.

Mayr, E. 1998: *Así es la biología*. Madrid: Debate.

Mayr, E. & Provine, W. 1980 (Eds.): *The Evolutionary Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press.

Mazliak, P. 2002: *Les fondements de la biologie: le XIX siècle de Darwin, Pasteur e Claude Bernard.* Paris: Vuibert-Adapt.

Mazliak, P. 2006: *La biologie au Siècle des Lumières.* Paris: Vuibert-Adapt.

Medawar, P. 1969: *El arte de lo soluble.* Caracas: Monte Ávila editores.

Michaux, B. 2008: "Alfred Russel Wallace: Biogeographer". *In* C. Smith & G. Beccaloni (Eds.): *Natural Selection and Beyond: The Intellectual Legacy of Alfred Russel Wallace.* Oxford: Oxford University Press, pp. 166-185.

Millstein, R. 2009: "Concepts of *drift* and *selection* in *The Great Snail Debate* of the 1950s and early 1960s". *In* J. Cain & M. Ruse (Eds.): *Descended From Darwin.* Philadelphia: American Philosophical Society, pp. 271-298.

Millstein, R. & Skipper Jr., R. 2007: "Populations Genetics". *In* D. Hull & M. Ruse (Eds.): *Companion to the Philosophy of Biology.* Cambridge: Cambridge University Press, pp. 22-43.

Milne-Edwards, H. 1867: *Rapport sur les progrès récents des sciences zoologiques en France.* Paris: Hachette, 1867.

Montalenti, G. 1983: "Desde Aristóteles hasta Demócrito vía Darwin". *In* Ayala, F. & Dobzhansky, T. (Eds.): *Estudios sobre filosofía de la biología.* Barcelona: Ariel, pp. 25-44.

Morgan, T. 1908: *Evolution and Adaptation.* New York: The Macmillan Company.

Morgan, T. 1916: *Critique of the Theory of Evolution.* Princeton: Princeton University Press.

Müller, F. 1864: *Für Darwin.* Leipzig: W. Engelmann.

Müller, F. 1879: "Ituna and Thyridia: a remarkable case of mimicry in Butterflies". *Transactions of the Entomological Society of London* 1879, pp. xx-xxix.

Müller, F. 1997[1865]: Carta a Darwin del 5/11/1865. *In* C. Zillig (Ed.): *Dear Mr. Darwin: a intimidade da correspondência entre Fritz Müller e Charles Darwin.* São Paulo: Sky, pp. 125-126.

Newton, I. 1962[1726]: *Mathematical Principles of Natural Philosophy.* Berkeley: University of California Press.

Newton, I. 1956[1706]: Cuestión 28 de la *Óptica* (Extractos de los *Principia* y de la *Óptica* de Newton). *Apéndice A* de H. G. Alexander (Ed.): *The Leibniz-Clarke correspondence.* Manchester: Manchester University Press, pp. 142-183.

Nicholson, A. 1960: "The role of population dynamics in natural selection". *In* S. Tax (Eds.): *Evolution After Darwin,* Vol. I. Chicago: Chicago University Press, pp. 477-522.

Nilsson, D. & Pelger, S. 1994: "A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve". *Proceedings of the Royal Society of London B* 256, pp. 53-8.

Nordenskiöld, E. 1949: *Evolución histórica de las ciencias biológicas*. Buenos Aires: Espasa Calpe.

Orbigny, A. 1998[1835]: *Viaje por la América Meridional*, 2 Vols. Buenos Aires: Emecé.

Orians, G. 1962: "Natural selection and ecological theory". *The American Naturalist* 96 (890), pp. 257-263.

Ortiz, M. & Nieto, A. 2003: "Genética de poblaciones: una perspectiva histórica". *Ciencias* 71, pp. 33-42.

Orzack, S. & Sober, E. 2001: "Adaptation, phylogenetic inertia, and the method of controlled comparisons". *In* S. Orzack & E. Sober (Eds.): *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 45-63.

Osborn, H. 1909: "Darwin and Paleontology". *In* T. Chamberlin (Ed.): *Fifty Years of Darwinism (Modern Aspects of Evolution)*. New York: Holt & Co., pp. 209-250.

Osborne, M. 1994: *Nature, the Exotic, and the Science of French Colonialism*. Indianapolis: Indiana University Press.

Paley, W. 1809: *Natural Theology*, 12th ed. London: John Faulder.

Papavero, N. 2003: "Fritz Muller e a comprovação da teoria de Darwin". *In* H. Domingues; M. Romero Sá; T. Glick (Eds.): *A recepção do Darwinismo no Brasil*. Rio de Janeiro: Fiocruz, pp. 29-44.

Papavero, N.; Teixeira, D.; Llorente-Bousquets, J. 1997: *História da Biogeografía no Período Pré-Evolutivo*. São Paulo: Plêiade.

Pasteur, G. 1982: "A classificatory review of mimicry systems". *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, pp. 169-199

Peckham, E. 1889: "Protective resemblances in spiders". *Occasional Papers of the Natural History Society of Wisconsin* 1 (2), pp. 61-113.

Pereda, X. "Dieta y modo de alimentación de los dinosaurios acorazados". *In* J. Sanz (Ed): *Los dinosaurios en el siglo XXI*. Barcelona: Tusquets, pp. 187-208.

Perrier, E. 1884: *La Philosophie Zoologique avant Darwin*. Paris: F. Alcan.

Petry, A. 2010: "Charles Sutherland Elton: arcabouço teórico da Ecologia Animal. *In* A. Petry; F. Pelicice; M. Bellini (Eds.): *Ecólogos e suas histórias: um olhar sobre a construção das idéias ecológicas*. Maringá: UEL, 103-124.

Pfenning, D. & Mullen, S. 2010: "Mimics without models: causes and consequences of allopatry in Batesian mimicry complexes". *Proceedings of the Royal Society B* 277, pp. 2577-2585.

Pichot, A. 1993: *Histoire de la notion de vie*. Paris: Gallimard.

Popper, K. 1961: *Miseria del historicismo*. Madrid: Taurus.

Popper, K. 1962: *La lógica de la investigación científica*. Madrid: Tecnos.

Poulton, E. 1890: *The Colours of Animals*. New York: Appleton.

Poulton, E. 1897: "Mimicry in butterflies of the genus *Hypolimnas* and its bearing on older and more recent theories of mimicry". *Science* 6 (144), pp. 516-518.

Poulton, E. 1908a: "Mutation, mendelelism and natural selection". Introduction to E. Poulton: *Essays on Evolution*. Oxford: Clarendon Press, pp. v-xlviii.

Poulton, E. 1908b: "Mimicry and Natural Selection". *In* E. Poulton: *Essays on Evolution*. Oxford: Clarendon Press, pp. 271-291.

Poulton, E. 1908c: "The place of mimicry in a scheme of defensive coloration". *In* E. Poulton: *Essays on Evolution*. Oxford: Clarendon Press, pp. 293-382.

Poulton, E. 1908d: "Natural selection and the cause of mimetic resemblance and common warning colours". *In* E. Poulton: *Essays on Evolution*. Oxford: Clarendon Press, pp. 220-270.

Poulton, E. 1908e: "Thomas H. Huxley and the theory of Natural Selection". *In* E. Poulton: *Essays on Evolution*. Oxford: Clarendon Press, pp. 193-219.

Poulton, E. 1928: "Butterflies and moths as evidence of evolution". *In* F. Mason (Ed.): *Creation by Evolution*. New York: Macmillan, pp. 174-185.

Poulton, E. 1938: "Insect adaptation as evidence of evolution by natural selection". *In* G. De Beer (Ed.): *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 1-10.

Pozzo, F. 1989: "Semblanza de Hudson". *In* G. Hudson: *Páginas escogidas*. Buenos Aires: Losada, pp. 9-33.

Punnett, R. 1915: *Mimicry in Butterflies*. Cambridge UK: University Press.

Radl, E. 1931: *Historia de las teorías biológicas*, Vol. II. Madrid: Biblioteca de la Revista de Occidente.

Rehbock, P. 1983: *The Philosophical Naturalists: Themes in Early XIX Century*. Madison: The University of Wisconsin Press.

Renk, J. & Servais, V. 2002: *L'éthologie: Histoire naturelle du comportement*. Paris: Seuil.

Resnik, D. 1997: "Adaptationism: hypothesis or heuristic?". *Biology & Philosophy* 12, pp. 39-50.

Richards, R. 2008: *The Tragic Sense of Life*. Chicago: The University of Chicago Press.

Ridley, M. 1972: "Co-adaptation and the inadequacy of natural selection". *British Journal for the History of Science* 15 (1), pp. 45-68.

Robson, G. & Richards, O. 1936: *The Variation of Animals in Nature*. London: Longmans.

Roger, J. 1983: "Buffon et le transformisme". *In* M. Biezunski (Ed.): *La Recherche en Histoire des Sciences*. Paris: Seuil, pp. 149-172.

Roger, J. 1989: *Buffon*. Paris: Fayard.

Roger, J. 1993: *Les sciences de la vie dans la pensée française au XVIII siècle*. Paris: A. Michel.

Roget, P. 1840: *Animal and Vegetable Physiology Considered with Reference to Natural Theology*, V.I. London: W. Pickering.

Rostand, J. 1932: *Lévolution des espèces: histoire des idées transformistes*. Paris: Hachette.

Rostand, J. 1958: "Les grands problèmes de la biologie". *In* R. Taton (Ed.): *La science moderne: de 1450 a 1800*. Paris : PUF, pp. 597-618.

Rostand, J. 1985: *Introducción a la historia de la biología*. Barcelona: Planeta.

Roquette Pinto, E. 2000[1929]: "Gloria sem rumor". *In* L. Bacca (Ed.): *Fritz Müller: reflexões biográficas*. Blumenau: Cultura em Movimento, pp. 13-49.

Roulin, F. 1835: "Recherches sur quelques changements observés dans les animaux domestiques transportés de l'ancien dans le nouveau continent". *Mémoires présentés par divers savants a l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France* 6, pp. 322-352.

Royo-Torres, R. 2007: El modelo fitófago en dinosaurios saurisquios: la solución saurópoda". *In* J. Sanz (Ed): *Los dinosaurios en el siglo XXI*. Barcelona: Tusquets, pp. 209-232.

Rudge, D. 1999: "Taking the peppered moth with a grain of salt". *Biology & Philosophy* 14, pp. 9-37.

Rudge, D. 2009: "Kettlewells research, 1934-1961". *In* J. Cain, & M. Ruse (Eds.): *Descended from Darwin*. Philadelphia: American Philosophical Society, pp. 243-270.

Ruse, M. 1979: *La filosofía de la biología*. Madrid: Alianza.

Ruse, M. 1983: *La revolución darwinista*. Madrid: Alianza.

Ruse, M. 1987: *Tomándose a Darwin en serio*. Barcelona: Salvat.

Ruse, M. 1989: *Sociobiología*. Madrid: Cátedra.

Ruse, M. 1996: *Monad to Man*. Cambridge: Harvard University Press.

Ruse, M. 1998: "Evolución y progreso: crónica de dos conceptos". *In* J. Wagensberg & J. Agustí (Eds.): *El progreso: ¿un concepto acabado o emergente?* Barcelona: Tusquets, pp. 67-106.

Ruse M. 2000: "Darwin and the philosophers". *In* R. Creath & J. Maienschein (Eds.): *Biology and Epistemology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 3-26.

Ruse, M. 2003: *Darwin and Design*. Cambridge: Harvard University Press.

Ruse, M. 2005: "The Darwinian revolution, as seem in 1979 and as seen 25 years later in 2004". *Journal of the History of Biology* 38, pp. 3-17.

Ruse, M. 2006: *Darwinism and its Discontents*. Cambridge: Cambridge University Press.

Ruse, M. 2008: *Charles Darwin*. Buenos Aires: Katz.

Ruse, M. 2009: "The Darwinian revolution: rethinking its meaning and significance". *Proceedings of the National Academy of Science* 16 (suppl.1), pp. 10040-10047.

Russell, E. S. 1916: *Form and Function*. London: Murray.

Ruxton, G. & Higginson, A. 2009: "Optimal defensive coloration strategies during the growth period of prey". *Evolution* 64 (1), pp. 53-67.

Saint-Hilaire, A. 1987[1887]: *Viagem ao Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: Martins.

Sanz, J. "Origen y desarrollo temprano del vuelo en las aves". *In* J. Sanz (Ed): *Los dinosaurios en el siglo XXI*. Barcelona: Tusquets, pp. 315-354.

Sapp, J. 2003: *Genesis: the Evolution of Biology*. Oxford: Oxford University Press.

Semper, K. 1881: *Animal Life as Affected by the Natural Conditions of Existence*. New York: Appleton & Co.

Sepulveda, C.; Meyer, D.; El-Hani, C. 2010: "Adaptacionismo". *In* P. Abrantes (Ed.): *Filosofia da Biologia*. Porto Alegre: Artmed, pp. 162-192.

Shanahan, T. 2004: *The Evolution of Darwinism*. Cambridge: Cambridge University Press.

Sheppard, P. 1951: "Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis (L.)*". *Heredity* 5 (1), pp. 125-134.

Sheppard, P. 1954: "Evolution in bisexually reproducing organism". *In* J. Huxley; A. Hardy; E. Ford (Eds.): *Evolution as a Process*. London: Allen & Unwin, pp. 201-218.

Sheppard, P. 1973 [1958]: *Selección natural y herencia*. Barcelona: Labor.

Sheppard, P. & Cain, A. 1950: "Selection in polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*". *Heredity* 4 (3), pp. 275-294.

ShepparD, P. & Clarke, C. 1960: "The evolution of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus*". *Heredity* 14 (1-2), pp. 163-173.

Shoumatoff, A. 1989: Introduction to H. Bates: *The Naturalist in the River Amazons*. London: Penguin.

Shull, F. 1936: *Evolution*. New York: McGraw-Hill Book Co.

Shull, F. 1937: "The needs of the mimicry theory". *Science* 85 (2212), pp. 496-498.

Simpson, G. 1944: *Tempo and Mode of Evolution*. New York: Columbia University Press.

Skipper Jr., R. 2009: "Revisiting the Fisher-Wright Controversy". *In* J. Cain & M. Ruse (Eds.): *Descended from Darwin*. Philadelphia: American Philosophical Society, pp. 299-322.

Slater, P. 1988: *Introducción a la etología*. Barcelona: Crítica.

Southern, H. 1954: "Mimicry in cuckoos' eggs". *In* J. Huxley; A. Hardy; E. Ford (Eds.): *Evolution as a Process*. London: Allen & Unwin, pp. 219-232.

Sober, E. 1984: *The Nature of Selection*. Chicago: The Chicago University Press.

Sober, E. 1988: *Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference*. Cambridge: MIT Press.

Sober, E. 1993: *Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press.

Sober, E. 1994: *From a Biological Point of View*. Cambridge: Cambridge University Press.

Sober, E. 1998: "Six sayings about adaptationism". *In* D. Hull & M. Ruse (Eds.): *The Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press, pp. 72-86.

Sober, E. 1999: "Modus Darwin". *Biology & Philosophy* 14, pp. 253-278.

Sober, E. 2008: *Evidence and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Sober, E. 2009: "¿Escribió Darwin el *Origen* al revés?". *Teorema* 28 (2), pp. 45-69.

Sober, E. & Orzack, H. 2003: "Common ancestry and natural selection". *British Journal for the Philosophy of Science* 54, pp. 423-437.

Speed, M. 1999: "Batesian, quasi-Batesian or Müllerian mimicry? Theory and data in mimicry research". *Evolutionary Ecology* 13 (7/8), pp. 755-776.

Speed, M. & Ruxton, G. 2005: "A taste for mimicry". *Nature* 433, pp. 205-206.

Speed, M. & Turner, J. 1999: "How weird can mimicry get?". *Evolutionary Ecology* 13 (7/8), pp. 807-827.

Stauffer, R. 1957: "Haeckel, Darwin and Ecology". *Quarterly Review of Biology* 32 (2), pp. 138-144.

Sterelny, K. & Griffiths, P. 1999: *Sex and Death*. Chicago: The Chicago University Press.

Stutchbury, B. & Morton, E. 2001: *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. Amsterdam: Elsevier.

Tassy, P. 1991: *Le message des fossils*. Paris: Hachette.

Tassy, P. 1998: *L'arbre a remonter le temps*. Paris: Diderot.

Tetry, A. 1981: "Hérédité ou non-hérédité des caractères acquis par le soma: problème explosif". *In* Ceric (Ed.): *Lamarck et son temps, Lamarck et notre temps*. Paris: Vrin, pp. 143-158.

Tinbergen, N. 1954: "The origin and evolution of courtship and threat display". *In* J. Huxley; A. Hardy; E. Ford (Eds.): *Evolution as a Process*. London: Allen & Unwin, pp. 233-251.

Tinbergen, N. 1986[1958]: *Naturalistas curiosos*. Barcelona: Salvat.

Tinbergen, N. 1960: "Behavior, systematics, and natural selection". *In* S. Tax (Eds.): *Evolution After Darwin*, Vol. I. Chicago: Chicago University Press, pp. 595-614.

Tinbergen, N. 1975[1961]: "La eliminación de la cáscara de huevo por la gaviota reidora (común), *Larus ridibundus L.* Una componente conductual del camuflaje". *In* N. Tinbergen: *Estudios de etología*, Vol. I. Alianza: Madrid, pp. 267-317.

Toulmin, S. 1961: *Foresight and Understanding*. Indianapolis: Indiana University Press.

Travis, A. 2010: "Raphael Meldola and the nineteenth-century Neo Darwinians". *Journal for the General Philosophy of Science* 41, pp. 143-172.

Turner, D. 2007: *Making Prehistory: Historical Science and the Scientific Realism Debate*. Cambridge: Cambridge University Press.

Vitte, A. & Da Silveira, R. 2010: "Considerações sobre os conceitos de natureza, espaço e morfologia em Alexander von Humboldt e a gênese da geografia física moderna". *História, Ciências, Saúde* 17 (3), pp. 607-626.

Wallace, A. R. 1977[1858]: "On the tendency of varieties to depart in definitively from the original type". *In* P. Barrett (Ed.): *Collected Papers of Charles Darwin*, Vol. II. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 10-18.

Wallace, A. R. 1871a: "Mimicry, and other protective resemblances among animals". *In* A.Wallace: *Contributions to the Theory of Natural Selection*. London: Macmillan, pp. 45-129.

Wallace, A. R. 1871b: "A theory of birds' nests". *In* A. Wallace: *Contributions to the Theory of Natural Selection*. London: Macmillan, pp. 231-263.

Wallace, A. R. 1876: *The Geographical Distribution of Animals*, 2 vols. London: Macmillan.

Wallace, A. R. 1889: *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection With Some of its Applications*. New York: Macmillan.

Wallace, A. R. 1891: *Natural Selection and Tropical Nature (Essays on Descriptive and Theoretical Biology)*. London, Macmillan.

Waters, K. 2003: "The arguments in the *Origin of Species*". *In* J.Hodge & G. Radick (Eds.): *The Cambridge Companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 116-137.

Weibel, E. 1998: "Symmorphosis and optimization of biological design: introduction and questions". *In* E. Weibel; R. Taylor; L. Bolis (Eds.): *Principles of Animal Design: The Optimization and Symmorphosis Debate*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 1-12.

Weibel, E.; Taylor, R.; Bolis, L. (Eds.) 1998: *Principles of Animal Design: The Optimization and Symmorphosis Debate*. Cambridge: Cambridge University Press.

Weiner, J. 1995: *O bico do tentilhão*. Rio de Janeiro: Rocco.

Weismann, A. 1882: *Studies in the Theory of Descent*, Vol. I. London: Low, Marston, Searle & Rivington.

West, D. 2003: *Fritz Müller: a Naturalist in Brazil*. Blacksburg: Pocahontas Press.

Wilke, H. 1972 [1760]: "La police de la nature". *In* B. Jazmin & C. Limoges (Eds.): *Linné, L'équilibre de la nature*. Paris: Vrin, pp. 103-121.

Wheeler, W. 1928: "The evolution of ants". *In* F. Mason (Eds.): *Creation by Evolution*. New York: Macmillan, pp. 210-224.

Whewell, W. 1837: *History of the Inductive Sciences*, V. III. London: Parker.

Whewell, W. 1847: *The Philosophy of the Inductive Sciences*, V. I. London: Parker.

Whewell, W. 1989[1858]: *Novum organon renovatum*: Book II. *In* W. Whewell: *Theory of Scientific Method* (edited by Robert Butts). Indianapolis: Hackett, pp. 103-250.

Wickler, W. 1968: *Mimicry in Plants and Animals*. New York: McGraw-Hill Book Co.

Wiley, E. 1981: *Phylogenetics*. New York: J. Wiley & Sons.

Williams, G. 1966: *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.

Wilson, E. 1980: *Sociobiología*. Barcelona: Omega.

Wright, S. 1997 [1932]: "The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection on evolution". *In* M. Ridley (Ed.): *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 32-40.

Wright, S. 1960: "Physiological genetics, ecology of populations, and natural selection". *In* S. Tax (Ed.): *Evolution After Darwin*, Vol. I. Chicago: Chicago University Press, pp. 429-476.

Zillig, C. 1997: *Dear Mr. Darwin: a intimidade da correspondência entre Fritz Müller e Charles Darwin*. São Paulo: Sky.

COLECCIÓN
ESLABONES EN EL DESARROLLO DE LA CIENCIA

ESTUDIOS EN HISTORIA Y FILOSOFÍA DE LA BIOLOGÍA (2 vols.)
Editores:
Raúl Gutiérrez Lombardo; Jorge Martínez Contreras;
José Luis Vera Cortés

Volumen 1. **HISTORIA**
Volumen 2. **FILOSOFÍA**

DEL A.D.N. A LA HUMANIDAD
HOMENAJE A FRANCISCO JOSÉ AYALA
Editora: Lucrecia Burges

LA MENTE ESTÉTICA
LOS ENTRESIJOS DE LA PSICOLOGÍA DEL ARTE
Gisèle Marty

LAS ANDANZAS DEL CABALLERO INEXISTENTE
REFLEXIONES EN TORNO AL CUERPO
Y LA ANTROPOLOGÍA FÍSICA
José Luis Vera Cortés

NATURALEZA Y DIVERSIDAD HUMANA
Editores: Raúl Gutiérrez Lombardo;
Jorge Martínez Contreras; José Luis Vera Cortés

SENDEROS DE LA CONSERVACIÓN
Y DE LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA.
EVALUACIÓN CRÍTICA Y ÉTICA
Editor: Jorge Martínez Contreras

METAPOCATÁSTASIS DE CIVILIZACIÓN
HUBO **UN AYER, HOY UNA** DIÁSPORA DE PEDAZOS
ANTAGÓNICOS, EL MAÑANA ES LA ILUSIÓN
Flavio Cocho Gil

ARQUEOLOGÍA COGNITIVA PRESAPIENS
ACERCARSE A LA MENTE DE NUESTROS ANCESTROS.
UNA APROXIMACIÓN **HISTÓRICA AL** CASO OLDOWAN
Aura Ponce de **León**

FUEGO Y VIDA
FUENTES DEL **PENSAMIENTO QUÍMICO DE BUFFON**
Violeta Aréchiga

EPISTEMOLOGÍA Y PSICOLOGÍA COGNITIVA
UN ACERCAMIENTO **AL ESTUDIO** DE LA JUSTIFICACIÓN
Jonatan García **Campos**

Definitivamente lejos de la idea de que el *programa adaptacionista* haya sido la simple continuación de una línea de pensamiento que, de algún modo, preexistía al darwinismo, este libro muestra que, además de suponer la previa formulación de la teoría de la selección natural, la articulación, el reconocimiento y la consolidación de dicho programa fueron el resultado de un proceso complejo que demoró un siglo en consumarse y que todavía no ha sido debidamente examinado por los historiadores de la biología evolucionaria. Aun cuando el análisis de la explicación darwiniana de la adaptación haya sido uno de los temas más discutidos por los filósofos de la biología, el *programa adaptacionista* fue por mucho tiempo la cenicienta de la biología evolucionaria, y su desarrollo fue también un asunto poco y mal considerado por historiadores de la biología. Al ser incorrectamente percibido, por un error epistemológico, como si se tratase del aspecto central de la biología evolucionaria, la identidad del *programa adaptacionista*, considerado como una agenda de investigación empírica con objetivos específicos y dificultades propias de articulación, quedó desdibujada, y su historia fue superpuesta y confundida con la historia general de esa disciplina. Este libro pretende corregir ese error.

SEP

ESLABONES EN EL DESARROLLO DE LA CIENCIA